ADAPTIVE COLORATION IN ANIMALS

by

Hugh B. Cott

1940

Х. Котт

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ОКРАСКА ЖИВОТНЫХ

Перевод с английского
М. Г. ЦУБИНОЙ

С предисловием
канд. биол. наук
О. Л. КРЫЖАНОВСКОГО

1950

ИЗДАТЕЛЬСТВО
ИНОСТРАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
Москва

ПРЕДИСЛОВИЕ
К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Книга X. Котта «Приспособительная окраска животных» представляет собой обстоятельную сводку, посвященную систеыатическолгу обзору современных данных о покровительственной и предупреждающей окрасках, мимикрии, критическом, предостерегающем и обманывающем поведении животных. Вопрос о приспособительном значении окрасок и их рисунков давно привлекал внимание естествоиспытателей. Однако разнообразие покровительственных окрасок, сложнейшие явления мимикрии, причудливость связанного с ними поведения животных — все это не могло найти сколько-нибудь удовлетворительного объяснения до создания Дарвином теории естественного отбора. Благодаря работам ряда выдающихся дарвинистов (Уоллес, Фр. Мюллер, у нас — И. А. Порчинский) еще в прошлом веке не только был собран огромный фактический материал, но накопившиеся факты послужили одним из доказательств творческой роли естественного отбора. Не случайно поэтому, что антидарвинисты, отрицая роль естественного отбора в эволюции, не признавали приспособительного значения окрасок и объясняли их как случайную и не имеющую биологического смысла «игру природы». Особенно возражают против функционального значения приспособительных окрасок у животных формальные генетики, рассматривающие окраски как проявление независимых от j словий жизни «генов».

Однако все новые и новые данные, в том числе и экспериментальные, подтверждают и неоспоримо доказывают дарвиновскую точку зрения на роль и происхождение покровительственной окраски.

Основная заслуга Котта и заключается в том, что он свел воедино и систематизировал весь этот огромный, накопившийся в литературе материал, в котором немалое место занимают результаты его собственных многолетних полевых наблюдений.

Все типы окраски и связанного с ним поведения животных рассматриваются автором на экологической основе и связываются с условиями жизни данного вида животных, что является несомненным достоинством книги. Детальные описания этих явлений *У* представителей самых разных классов убедительно показывают их приспособительное значение.

Необходимо отметить, что книга хорошо иллюстрирована интересными и наглядными рисунками и фотографиями, большая часть которых оригинальна.

Вместе с тем книга не лишена недостатков. О некоторых из них необходимо сказать несколько слов.

Для автора характерен обычный для зарубежных ученых созерцательный подход к явлениям, которые он описывает и классифицирует, но не стремится объяснить с исторической точки зрения. Котт не пытается выяснить, каковы были условия жизни, вызвавшие развитие того или иного типа окраски, какова физиология его возникновения. В частности, совершенно не затронут авторол! вопрос о связи физиологии образования пигментов разного типа у животных, обитающих в различных условиях, со спецификой обмена веществ у этих животных. Это направление успешно разрабатывается советскими учеными (Г. П. Дементьев, В. Ф. Ларионов) и может пролить свет на взаимоотношения, существующие между биологическим значением и физиологией окрасок у животных.

Другая серьезная ошибка автора состоит в объяснении поведения животных с антропоморфистской точки зрения. Это особенно бросается в глаза в гл. 12 и 26 и в «Заключении». Автор ничего не говорит, в частности, об условных рефлексах и их значении для становления или закрепления инстинктов и повадок животных, связанных с использованием ими приспособительных окрасок. Между тем совершенно ясно, что многие данные, приводимые автором (например, опыты с поеданием жабами пчел — гл. 19), следует трактовать именно с позиций учения акад. И. П. Павлова об условных рефлексах. Бесспорно, что подобные условные рефлексы могут, закрепляясь, передаваться по наследству, что повышает биологическую ценность окрасок.

Наконец, крупнейшим недостатком книги является то, что автор использовал при ее составлении преимущественно англо-американскую литературу, в значительно меньшей степени — немецкую и французскую и обошел молчанием работы русских ученых, если не считать двух-трех ссылок. Следует подчеркнуть, в частности, что Котт не упоминает ни одной из работ крупнейшего русского энтомолога И. А. Порчинского, опубликовавшего между 1877 и 1897 гг. серию важных и интересных исследований относительно покровительственной и предостерегающей окрасок и мимикрии у насекомых. Не упоминает Котт и Фаусека, автора интересных работ о приспособительной окраске и поведении насекомых и пресмыкающихся, а из десятков статей советского ученого проф. В. Н. Шванвича, исследовавшего приспособительное значение окрасок и рисунков у бабочек, приведена лишь одна. Абсолютно неиспользованными остались и работы многих других советских ученых.

Все эти недостатки необходимо учитывать при чтении книги Котта. Фактический же материал, собранный в книге, безусловно полезен не только специалистам-биологам, но и широкому кругу читателей, интересующихся биологическими проблемами.

Канд. биол. наук *О. Л. Крыжановский.*

ЧАСТЬ I

Покровительственная окраска

СПОСОБЫ, КОТОРЫМИ ДОСТИГАЕТСЯ МАСКИРОВКА В ПРИРОДЕ

Глава 1

ОБЩАЯ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА

ОБЩЕЕ СХОДСТВО С ЛАНДШАФТОМ

Общее сходство окраски животных с окраской среды, в которой они живут, известно каждому. Тундряная куропатка, гнездящаяся среди покрытых лишайником скал на горных вершинах; золотистая ржанка — на болоте; вальдшнеп — среди засохшей и опавшей дубовой листвы; галстушник — на каменистом берегу; авдотка — на галечнике; выпь, неподвижно стоящая среди темного камыша; попугайчик, кричащий в роскошной листве мангрового дерева; сахарский козодой, незримо таящийся в голой пустыне; белоног, сидящий на каком-нибудь гниющем пне,— каждый пользуется для маскировки тонами и оттенками, свойственными окружающей его среде.

Конечно, легко найти и исключения; но остается фактом, что бесчисленные животные, населяющие всевозможные местообитания, как правило, имеют критическую (покровительственную) окраску. Путешественник, посетивший одну из засушливых областей земного шара, например Калахари, Сахару, пустыни северо-западной Индии или южной Калифорнии, напрасно будет искать там блестящие зеленые краски, украшающие многих древесных животных: попугаев и дятлов, древесных лягушек и древесных змеи, хамелеонов и игуан, кузнечиков и богомолов; он не встретит синих тонов, свойственных окраске тунца, макрели или летающей рыбы и типичных для многих обитателей поверхностных вод океана; он не найдет здесь и незапятнанного белого наряда представителей фауны снегов. Вместо этого он увидит, что существа, достаточно непритязательные, чтобы выжить в столь негостеприимных местах, за малым исключением одеты в цвета, заимствованные у самой пустыни,— в охристый, светложелтый, бурый и песчано-серый цвет, иногда с темнобурыми, черными и белыми пятнами. Более того, эти цвета преобладают в систематически очень Далеких друг от друга группах животных.

В цвета пустыни окрашена шкура млекопитающих — шакала и фенека, песчанки и тушканчика; в эти цвета окрашено и оперение птиц — пустынного и хохлатого жаворонков, египетского козодоя, дрофы-красотки, песчаного бегунка, рябка и перепела; они повторяются на чептуях пустынных ящериц — гекконов, сцинков, варанов, жабовидных ящериц и многих других; они свойственны и змеям, например рогатой гадюке; мы находим их и на хитиновом пэнцыре многих насекомых пустыни.

Очень любопытно, что существует еще лишь одна обширная область обитания, в которой господствуют более или менее сходные цвета, но которая по большинству признаков прямо противоположна пустыне. Речь идет об илистом дне устьев рек и песчаном или усыпанном гравием дне прибрежной полосы морей. И здесь фауна, хотя и совершенно отличная от пустынной, имеет ту же скромную окраску — бурую, рыжую, охристую или серую, как, например, окраска донных рыб — камбалы и палтуса, а также многих ракообразных и головоногих. И здесь мы снова видим, что окраска и рисунок не сплошь коричневые, бурые или светложелтые, а гармонируют с окраской того конкретного участка дна, на котором находится животное.

Эти факты общего покровительственного сходства с основной средой обитания настолько хорошо известны, что едва ли их надо подробно описывать. В каждой области, где преобладает какой-либо тип окраски, большинство представителей фауны обычно окрашено под цвет основного фона своего окружения. Например, зеленый цвет, столь широко и ярко представленный в окраске птиц, ящериц, змей, лягушек, жуков, клопов, кузнечиков, богомолов, бабочек, гусениц и других обитателей вечнозеленых лесов, так же преобладает в окраске представителей фауны лишь тех областей, где зеленый цвет широко представлен в окраске ландшафта, например у обитателей травянистого покрова и зеленой растительности вообще, а также у морских организмов, живущих среди морской травы и зеленых водорослей. Белая окраска господствует только у представителей фауны холодного севера, в ландшафте которого преобладает также белый цвет; нигде больше эта окраска не имеет широкого распространения.

Не менее замечательно развитие прозрачности у представителей фауны поверхностных вод моря — свойство, которым обладают в личиночной ИЛИ взрослой стадии столь различные пелагические организмы, как кишечнополостные, брюхоногие моллюски, многощетинковые черви, ракообразные, оболочники и рыбы, коренным образом отличаясь в этом отношении от своих непрозрачных и пигментированных ближайших родичей или взрослых стадий, живущих на дне или берегу моря.

КОНВЕРГЕНЦИЯ ПРИ ОБЫЧНОЙ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОЙ ОКРАСКЕ

Явления общего покровительственного сходств? дают много поразительных примеров конвергенции, означающей поверхностное сходство (в данном случае — окраски), обусловленное не родством, а сходством условий жизни. Как во всех случаях приспособительной конвергенции, поверхностное сходство обычной критической окраски животных (это сходство Паультон назвал синкриптическим) совершенно случайно и резко отличается в этом отношении как по функции, так и по происхождению от миметического сходства, при котором внешнее сходство между разными животными развилось не случайно, а закономерно, причем само это сходство имеет приспособительное значение.

Зеленая окраска тропических древесных змей. Конвергенция окрасок иллюстрируется примером зеленой окраски тропических древесных змей, появившейся независимо в нескольких связанных лишь отдаленным родством семействах и во всех тропических областях Старого и Нового Света. В табл. 1 показано положение в системе различных родов, имеющих яркозеленые древесные виды. Для каждого рода в качестве примера мы приводим лишь один вид. Список можно было бы, конечно, значительно увеличить; он приведен просто для того, чтобы показать широкое распространение ограски, высокую криптическую эффективность которой знает каждый, знакомый **с** природой тропиков.

Среди этих видов много ярких случаев конвергенции как формы, так и окраски, например между кустарниковыми виперами *(Atheris)* тропической Африки и ямкоголовыми виперами *(Bothrops)* тропической Америки, хотя первые принадлежат к настоящим гадюкам *(Viperinae),* а вторые — к гремучникам *(Crofalinae).*

Аналогичные явления встречаются повсеместно среди других представителей лесной фауны; зеленый наряд развивается независимо во многих родах и семействах ящериц, лягушек и птиц, не говоря уже о бабочках, жуках, полужесткокрылых и прямокрылых.

Зеленая окраека, обусловленная различными причинами. Ряд других фактов, косвенно подтверждающих адаптивное значение зеленой окраски, связан с широким разнообразием физических и химических процессов, приводящих к образованию ее у разных групп животных. Много лет назад Паультон [499] показал, что зеленая окраска различных гусениц обусловлена содержащимися в крови этих гусениц производными хлорофилла, извлеченного из пищи. Паультон подчеркивает то обстоятельство, что этот пигмент крови, в отличие от известных ныне

Таблица 1

Семейство	Подсемейство	Род	Вид	Распространение
Ложноногие (удавы) (*Boidae*)	Удавовые (*Boinae*)	Удав (*Boa*)	Удав собачьеголовый (*B. canina*)	Южная Америка
	Питоны (*Pythoninae*)	Хондропитон (*Chondropython*)	Хондропитон зеленый (*C. viridis*)	Новая Гвинея
Ужовые (*Colubridae*)	Ужи (*Colubrinae*)	*Leimadophis*	*L. viridis*	Южная Америка
		Тонкие ужи (*Leptophis*)	*L. mexicanus*	Мексика
		Зеленые ужи (*Chlorophis*)	*C. neglectus*	Тропическая Африка
		Кустовые ужи (*Philothamnus*)	*P. nitidus*	Тропическая Африка
		Gastropyxis	*G. smaragdina*	Африка
		Лазящие полозы (*Elaphe*)	*E. prasina*	Китай
		Opheodrys	*O. aestivus*	Северная Америка
	Ложные ужи (*Boiginae*)	*Passerita*	*P. prasina*	Юго-Восточная Азия
		Остроголовки (*Oxybelis*)	*O. fulgidus*	Центральная Америка
		Зеленые змеи (*Philodryas*)	Зеленая змея (*P. viridissimus*)	Перу
Аспидовые (*Elapidae*)		Змеи-мамба (*Dendraspis*)	Зеленая мамба (*D. viridis*)	Западная Африка
Гадюковые (*Viperidae*)	Собственно гадюки (*Viperinae*)	Кустарниковые виперы (*Atheris*)	*A. squamigera*	Тропическая Африка
	Гремучники (*Crotalinae*)	Куфии (*Trimeresurus*)	*T. albolabris*	Азия
		Ямкоголовые виперы (*Bothrops*)	*B. bicolor*	Центральная Америка

растворов хлорофилла, устойчив по отношению к длительному действию света и что зеленая гемолимфа спектроскопически более сходна с неизменным хлорофиллом листа, чем спиртовой раствор хлорофилла; это кажется еще более удивительным, если учитывать химические процессы, связанные с прохождением пигмента через кишечник.

Интересно, что в ряде случаев, например у глазчатого бражника (*Smerinthus ocellatus),* зеленый пигмент проходит через куколку в яйца, и таким образом молодые гусеницы приобретают зеленую окраску еще до того, как они получат свежий хлорофилл из кормового растения [525]. Иногда, как у гусениц *Phlogophora meticulosa,* зеленая окраска вызвана тем, что пища, находящаяся в кишечнике, просвечивает через прозрачную стенку тела [496]. В других случаях пигменты синтезируются насекомыми, развиваясь, даже у растительноядных видов, независимо от характера пищи и не обнаруживая родства с хлорофиллом. Они вырабатываются у палочников, кузнечиков и многих гусениц, выкармливаемых на пище, не содержащей пигмента [170, 207, 412], и спектроскопически было показано, что природа этих пигментов совершенно отлична от хлорофилла. Так, Фор [170] обнаружил, что у зеленых особей одиночной фазы африканской перелетной саранчи (*Locusta migratoria* subsp. *migratoroides)* пигмент отличается от хлорофилла тем, что имеет единственную полосу поглощения с максимумом у 6700 Å, при полном отсутствии красной флуоресценции. В противоположность этому, надо отметить, что личинки многих двукрылых, прокладывающие ходы внутри листа и не нуждающиеся, таким образом, в критической окраске, не имеют зеленой окраски, хотя и питаются тканями, содержащими хлорофилл [281].

Специфическая природа зеленого пигмента некоторых ракообразных была показана Гемблем [198], установившим, что развитие зеленой окраски у особей креветки *Hippolyte varians* при выкармливании на фоне зеленой травы не зависело от пищи; креветки, выкармливаемые бесцветными веществами, красными икринками и мелкими бурыми водорослями, несмотря на это становились зелеными.

Зеленая окраска взрослых насекомых либо имеет структурную природу, либо же вызывается совместным действием пигмента и структуры. Так, Онслоу [449] показал, что блестящий зеленый цвет бабочки *Ornithoptera poseidon* обусловлен сочетанием желтого пигмента с синей структурной окраской и что зеленая окраска таких жуков, как *Heterorrhina elegans* и *H. africana,* обусловлена сходной причиной.

Окраска амфибий зависит от расположения трех видов пигментных клеток, или хроматофоров, а именно: меланофоров, липофоров и гуанофоров, носителей черных или бурых,

желтых или красных и белых пигментов соответственно. Интересно отметить, что, несмотря на ограниченность этой палитры, многие живущие в листве древесные лягушки, например *Hyla arborea* и *Leptopelis /ohnstoni,* бывают одеты в ярчайшие цвета зеленой листвы. Эта окраска обусловлена отчасти избирательной абсорбцией лучей с большей длиной волны глубоко расположенным слоем меланофоров, отчасти же гуанофорами, отражающими более короткие волны. Этот рассеянный свет казался бы голубым (по тем же причинам, которые обусловливают голубой цвет неба), если бы над ним не располагался светофильтр, образуемый слоем липофоров, пропускающим только зеленый свет [445].

Относительно природы зеленой окраски змей, повидимому, ничего не было опубликовано. Однако сотрудник Британского музея естественной истории Паркер сообщил мне, что окрашенные в зеленый цвет змеи сохраняются в спирте по-разному. Они либо остаются зелеными, либо синеют. В первом случае спирт содержит обесцвеченный зеленый пигмент, во втором—желтый пигмент. Паркер указывает, что это различие обусловлено, вероятно, разным происхождением зеленой окраски: в первом случае она вызывается зеленым пигментом, слегка растворимым в спирте, а во втором—обусловлена сочетанием структурного голубого цвета, неразрушаемого спиртом, с растворимым желтым пигментом.

Сходное положение существует, повидимому, у ящериц. Многие виды принадлежат ко второй категории, и в некоторых случаях посмертные изменения окраски привели к ошибочным представлениям об окраске при жизни. Очень яркий пример этого встретился мне в Бразилии. Пойманная на острове Марахо редкая, очень красивая ящерица чрезвычайно яркого зеленого оттенка была впоследствии определена как принадлежащая к виду, известному под совершенно неподходящим названием *Urocentron azureum.* Окраска этого вида неоднократно описывалась в литературе, как «красивая голубая», несомненно, на основании внешнего вида ящериц в заспиртованном состоянии [107].

У птиц, в особенности древесных, зеленая окраска весьма обычна. У бананоедов *(Musophagidae)* эта окраска обусловлена зеленым пигментом, содержащим железо. У всех других птиц зеленый цвет — структурный, обусловленный комбинацией желтого, серого или бурого пигмента с особой бесцветной поверхностной структурой [439]. Его природа хорошо заметна у некоторых видов, например у амазонского попугая, зеленые перья которого становятся тусклобурыми, если птица сильно намокнет под дождем.

Наконец, можно привести хорошо известный и чрезвычайно любопытный пример южноамериканских ленивцев, *Bradypus tridactylus* и *Choloepus didactylus,* грубая, косматая шерсть которых приобретает зеленовато-серый оттенок благодаря наличию на ней симбиотических протококковых водорослей.

Зеленая окраска и инфракрасные лучи. Очень интересный вопрос, касающийся природы и качества света, отражаемого зелеными животными, возник в результате применения сравнительно новой техники фотографирования на пластинках, чувствительных к инфракрасным лучам. Хорошо известно, что хлорофилл отражает свет в инфракрасной зоне спектра и что вследствие этого трава или листва на инфракрасной фотографии кажутся снежно-белыми.

Но различные зеленые животные, кажущиеся глазу сходными по цвету друг с другом и с окружающей средой, сильно отличаются от нее по абсорбции инфракрасных лучей. Вследствие этого, при фотографировании таких животных на панхроматических и инфракрасных пластинках в некоторых случаях получаются замечательно убедительные снимки: формы, абсорбирующие инфракрасные лучи, во втором случае ясно выделяются в виде темных предметов, отчетливо выступающих на светлом фоне. Это хорошо видно на фотографиях кузнечика *Leptophyes punctatissima* (см. фото 2)\ выступающего на инфракрасной фотографии темным пятном на светлом фоне листа ревеня, на котором он сидит. Сходный результат получается с гагой (см. фото 4), которая на инфракрасной фотографии *(2)* столь же резко бросается в глаза, сколь она хорошо скрыта на обычной фотографии *(1).*

Эти факты имеют определенное практическое значение. В результате развития аэрофотосъемки и авиаразведки маскировка складов боеприпасов, артиллерийских позиций, пунктов сосредоточения войск и других объектов стала во время первой мировой войны делом жизненной важности. Для этой цели применяв лось много средств, например сооружение перекрытий подходящего цвета и рисунка, располагаемых таким образом, чтобы устранить тени, ходы сообщения, воронки и т. д. Но из того, что эта маскировка действенна при прямом наблюдении и обычной фотографии, вовсе не следует, что она будет скрывать объекты при инфракрасном фотографировании. Сравнение аэрофотоснимков, снятых одновременно на панхроматических и инфракрасных пластинках, обнаруживает многое, что до применения этой новой фототехники казалось достаточно замаскированным. Таким образом, трудная проблема укрытия посредством маскировки стала еще более затруднительной.

Но если мы вернемся **к** животным, то оказывается, что эта проблема разрешима и уже разрешена природой. Прежде всего, как и следовало ожидать, некоторые зеленые гусеницы, например гусеница глазчатого бражника *{Smerinthus ocellatus),* зеленая окраска которых обусловлена модифицированным хлорофиллом, при инфракрасной фотографии не выделяются на фоне листьев,

[1] Фото помещены в конце книги. *(Прим. ред.)*

среди которых они сндят, и сохраняют свою защитную окраску (см. фото 3).

Еще более замечательное явление наблюдается у некоторых древесных квакш, например у *Hyla coerulea* (см. фото 5), Здесь зеленая окраска, как уже упоминалось, обусловлена сочетанием пигмента и структуры. Но на инфракрасной фотографии их кожа выглядит так, как если бы ее окраска была обусловлена хлорофиллом (к которому она, конечно, не имеет никакого отношения ни по своим физическим, ни по химическим признакам). Таким образом, и на инфракрасной фотографии и при восприятии глазом, чувствительным к инфракрасным лучам, окраска сохраняет то соответствие тона, от которого зависит незаметность особи,— она кажется стеариново-белой на снежно-белой листве.

Возможно, что некоторые животные обладают способностью зрительно воспринимать инфракрасную часть спектра, как указывал Вандерпланк [6391 в отношении серой неясыти *(Strix aluco),* и тогда весь вопрос приобретает большой интерес для натуралиста и для специалиста по камуфляжу. Он открывает большие возможности для дальнейшего исследования[1].

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ В ЯВЛЕНИЯХ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОГО СХОДСТВА ОКРАСКИ

Принцип конвергенции можно изучать и с иной точки зрения. Он ярко выступает на фоне адаптивной радиации окраски, в особенности у таких групп животных, образ жизни которых обусловливает первостепенную важность маскировки в целях либо нападения, либо защиты. Дело в том, что у таких видов различия в окраске, обнаруживающиеся в пределах разных семейств и отрядов, обычно связаны с различиями в среде, обитаемой отдельными видами и родами. Такие явления наблюдаются, например, у групп, столь различных по образу жизни и столь далеких друг от друга систематически, как пауки, ящерицы и кошки.

Общее покровительственное сходство у пауков. Многие представители пауков хорошо иллюстрируют это положение. Так, виды, живущие на коре, подобно *Marpessa muscosa,* обычно имеют бурую окраску; другие, как *Salticus scenicus,* обитающие на каменных стенах и гранитных скалах, имеют пеструю, черную с белым поверхность; третьи, подобно *Trochosa picta,* живущие на песчаной грунте, имеют песчаную окраск}, оттенок которой варьирует в различных местностях соответственно оттенкам песка, преобладающим в районе их распространения. Науки, населяющие обычно стены и изгороди, подобно *Sitticus pubescens,* имеют сероват} ю окраску; живущие среди лишайников виды, например североамериканский *Epeira prompta,* очень часто напоминают лишайник: многие обитатели трэвы, как южноамериканский *Tetragnatha extensa,* одеты в зеленый наряд, тогда как некоторые формы, часто встречающиеся на цветах, например *Misiimena vatia,* имеют Селую, розовую, желтую или бледнозеленую окраску, соответственно окраске их непосредственного окружения.

[1] Мэтьюс и Мэтьюс (L. H. Matthews и B.H.C. Matthews, *Nature,* **143,** 983 (1939) описывают опыты, не подтверждающие мнения о способности сов видеть мелких животных в темноте благодаря инфракрасному излучению последних. Они не обнаружили реакции глаза серой неясыти на излучение нагретого черного тела при температурах от 40 до 400°. Оказалось, что глаз практически не воспринимает длинных инфракрасных лучей.

Общее покровительственное сходство **у ящериц.** У ящериц оэщая связь между фоном местообитания, образом жизни и окраской резко бросается в глаза. Как уже упоминалось, многие виды, живущие в лесах среди ветвей и листвы, имеют преимущественно зеленую окраску, причем эта окраска не зависит от систематического положения животного. Зеленая окраска наблюдается, в частности, во многих родах сем. игуан, например у *Anolis, Iguana, Polychrus* (см. фото 1, *1),* у многих агам, например у *Cophotis ceylanica,* найденной на Цейлоне на покрытых мхом древесных стволах, у ряда гекконов, например у *Phelsuma;* она типична для хамелеонов, например для маленького южноафриканского *Chamaeleon pumilus* и восточноафрикаиского *Ch. dilepis.* Другие ящерицы, живущие на сучьях и стволах деревьев, испещрены коричневыми и бурыми пятнами, напоминая окраской кору и мох, как, например, восточноафриканская агама *Agama atricollis,* или *Corythophanes cristatus* (см. фото-1, *2)* из южной Бирмы, или геккон *Ptychozoon kuhli* с Малакк^кого полуострова. Другие виды, как бразильская *Amelia surinimensis,* живущие на грунте, испещренном светлыми пятнами, имеют темную окраску со светлыми пятнами. В саваннах пятнистая окраска уступает место полосатой, гармонирующей с линейными очертаниями трав, кап у африканского сцинка *Mabuia quinquetaeniata.*

В пустынях полосатый наряд сменяют «брезентовые плащи», которые с их более темным рисунком хорошо сливаются с блеклым фоном выжженных солнцем скал и песка. Такие виды почти неизменно окрашены в пвет местности, независимо от семейства, к которому они принадлежат. В качестве примера можно назвать переднеазиатскую круглоголовку *Phrynocephalus maculatus* (сем. *Agamidae),* жабовидную ящеригу *Phrynosoma modestum* (сем. *Tguanidae)* из Мексики, геккона *Palmatogecko rangei* из юго-западной Африки и серого варана *Vnronus g'-iseus*[1] из Аравии и северо-западной Индии.

[1] Серый варан обычен также в песчаных пустынях среднеазиатских Республик СССР (Узб. ССР, Туркм. ССР, Тадж/ССР). *(Прии. ред.)*

Следует отметить один факт, к котором} мы вернемся в связи с млекопитающими, птицами и насекомыми: разные расы и виды часто проявляют чрезвычайно близкое сходство с окраской гр}нта того узкого местообитания, в котором они жив\т. Это хорошо выражено у жабовидных ящериц рода *Phrijnosoma,* к которому принадлежит хорошо известная рогатая ящерица США, Брайнта [65] указывает, что эта ящерица так подходит по цвету к своей среде, что выдает себя лишь при движении. Крупная *Ph. douglassii ornatisfimuw* напоминает многоцветные скалы живописной пустыни Аризоны, *P. d. douglassii* — одноцветную почву Орегона; *Pk, platyrliinos,* обитающая на белых солончаковых равнинах Амаргозской пустыни,—совершенно белого цвета; другие формы, живущие на черяом грjme, образованном застывшими потоками лавы, окрашены в почти черный цвет, а *Ph. blainvilhi frontale* — единственная известная жабовидная ящерица, обитчощая в лесной зоне около Пасифик Гров, ь графстве Монтерей, — маскируется под цвет покрывающих землю сосновых игл.

Общее покровительственное сходство у кошек. Аналогичные типы защитных окрасок развились в различных отрядах млекопитающих. Так, у представителей сем. кошачьих цвет и рисунок меха обычно соответствуют образу жизни Й условиям среды. Ирбис *(Felis uncial,* длинный ме\ которого имеет белую основною окраску, приурочен к почти безлесным высокогорьям Центральной Азии. Вертикальные оранжево-рыжие и черные полосы тшра *(F. tigris)* сливаются с параллельными стеблями крупных злаков и тростника болот и травянистых равнин, в которых он живет Кишки, живущие преимущественно на деревьях, как крупные, так и мелкие, одеты в шкуру с пестрыми пятнами или полосами. Этим в особенности отличается южноамериканский ягуар *(F. onpa),* светложелтая или красноватая с черными пятнами шкура которого хорошо маскируется в темной листве. Такую же, хотя и несколько видоизмененную одежду имеют красивый оцелот *(F. pardalis),* исключительно лесное животное, также из Южной Америки, и дымчатый леопард *(F. nebulosa),* исключительно древесный вид из юго-восточной Азии. Виверровая кошка *(F. viverrina)* из этой же -области отличается удлиненными темными пятнами и полосами на сером фоне и живет в зарослях по берегам рек и озер, где ее окраска, несомненно, является высоко покровительственной. Окраска европейской лесной кошки *(F. silvestris)* также приспособлена к лесистой местности. В меньшей степени поцобьая окраска выражена у леопарда *(F. pardus),* обитающего преимущественно в лесных областях и ведущего частично древесный образ жизни. Напротив, виды, живущие в открытой, пустынной местности, обычно не имеют полос или пятен или эти пятна лишь слегка заметны. Такая окраска присуща льву *(F. leo),* обитателю главным

образом песчаных равшш и скалистых районов с низким кустарником, а также многим более мелким видам, например каракалу *(F. caracal),* однотонно окрашенному в бурый или рыжеватый цвет виду из Индии и Аравии; манулу или кошке Палласа *{F.rranul),* сероватой ИЛИ светложелтой форме из Средней и Центральной Азии; кошке пампасов *<F. paferos),* желтовато-серой, с косыми соломенного цвета полосами на боках, живущей в степных районах Аргентины.

ЗАЩИТНАЯ ОКРАСКА В РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ. ЛОКАЛЬНЫЕ РАСЫ

Более тонкое выражение рассматриваемого принципа можно наблюдать в очень точном приспособлении окраски различных животных к узкой зоне их обитания. Мы разберем здесь несколько наиболее ярких примеров этого среди млекопитающих, птии п насекомых.

Локальные расы млекопитающих. Многие авторы отмечали наличие светлых рас диких животных на песчаных берегах, и островах и участках пустыни. В 1898 г. Джемсон [285] опубликовал сообщение о светлоокрашенной расе домовой мыши, обитающей среди песчаных холмов маленького острова Норт-Булл, в Дублинском заливе. Этот остров возник, невидимому, между 1775 и 1800 гг., и раса образовалась за последующую сотню лет. Джемсон заметил, что песчаные холмы осенью и зимой посещались болотными совами и что туда регулярно прилетали коршуны с материка; каждый день можно было видеть, как эти коршуны охотились на Норт-Булл. Он сделал вывод, что покровительственно окрашенная раса обязана своим происхождением избирательной элиминации более заметных темных мышей этими птицами (которые, охотясь, руководствуются зрением), в сочетании с изоляцией, препятствующей иммиграции темной формы с материка.

Много сходных наблюдений было опубликовано по Северной Америке. Осгуд Г450] в своем ценном обзоре мышей американского рода *Peromyscus* описывает светлый подвид оленьей мыши *(Peromyscus maniculatus rubidus),* населяющей практически изолированный песчаный полуостров около Самоа, в заливе Гумбольдта, на побережье северной Калифорнии. Эта светлая форма и родственная ей более темная оленья мышь из хвойных лесов прилежащего материка были изучены Сэмнером [595], рассмотревшим роль изоляции в образовании строго локализованной светлой расы[1].

[1] Здесь и ниже автор основывается в своих выводах на ошибочных представлениях Сэмнера и других бзрж\азных биотогов о роли изоляции в кидообразовании, не пытаясь даже пскг ыть значения в ЛОМ процессе УСЛОВИЙ жизни. *(Прим ред)*

В противоположность этому, различные млекопитающие, живущие на темной почве вулканического происхождения, обычно бывают окрашены в темные цвета. На черных застывших потоках лавы были найдены темные формы мышей и др\гих грызунов, отличающиеся своей окраской от ближайших роднчей из соседней пустыни со светло окрашенной почвой [46, 210, 408, 450, 602 и др.]. Например, Мерриэм [408] упоминает о трех млекопитающих, пойманных на застывших лавовых потоках в Аризоне: суслике *(Citellus spilosoma obsidianus)*, североамериканском хомяке *(Onychomys leucogaster juliginosus)* и кенгуровой крысе *(Perognathus jlavus juliginosus)*, резко отличающихся от своих родичей, населяющих соседнюю пустыню.

Казалось бы, что эти факты следует объяснять атмосферными или оптическими факторами. Связь между темной пигментацией и высокой влажностью, между светлой окраской и сухостью \же давно была установлена не только для многих млекопитающих и птиц, но и для разных пресмыкающихся и насекомых. Изучение распространения животных заставило некоторых авторитетных ученых поддерживать первую гипотезу, а именно, что светлые тона животных пустыни непосредственно зависят от низкой влажности окр\жающей их среды.

Ранние исследования Сэмнера [595, 596] по грызунам побережья северной Калифорнии и пустыни Мохэв вызвали у него сомнения в том, что эти явления объясняются покровительственной ролью окраски; казалось, что покровительственная окраска не может иметь значения для животных, ведущих почти исключительно ночной образ жизни или проводящих (как, например, мешетчатые крысы) бóльшую часть своей жизни под землей и обнаруживающих депигментацию участков тела, не выставляемых наружу (подошвы ног и поверхность живота).

Более того, Сэмнер [596] описывает живущую на изолированном, темноокрашенном лавовом поле в пустыне Мохэв форму *Peromyscus crinitus stephensi*, светлая окраска шкурки которой не отличалась от окраски контрольной серии оленьих мышей из другой части той же пустыни, покрытой светлым песком. По этим и другим причинам он склонялся к мнению, что отмеченные различия в окраске связаны, вероятно, с климатическими факторами и в особенности с различиями во влажности воздуха.

Работы Дайса [141], посвященные распределению грызунов в бассейне Тулярозы (Новая Мексика) — в области, чрезвычайно удобной для биогеографических исследований,— подтверждают, повидимому, адаптивное объяснение. Он описывает некоторые цветовые формы, встречающиеся очень близко друг от друга, в почти идентичных климатических условиях, и строго гармонирующие при этом с обоими крайними типами фона — с черной лавой и с белым песком. Преобладающая окраска млекопитающих, живущих на пустынных равнинах и склонах,— светло-коричневые и светлые красно-бурые тона, но на широком застывшем лавовом потоке в этой местности формы земляной мегпетчатой крысы и одной из кенгуровых крыс, характерные для соседних горных склонов, замещаются черными расами *(Neotoma albigula melas* и *Perognathus intermediusater). Эти* черные формы, повидимому, не выходят за пределы лавовой формации. На соседнем участке, покрытом белым песком, живет маленькая почти белая кенгуровая крыса *(Perognathus gypsi)*, окраска которой очень сходна с окраской дюн, среди которых она обитает. Нигде за пределами участка с белым песком этот вид не встречается. Дайс приходит к выводу, что с}ществование этих специфических видов и подвидов не может зависеть от климатических различий, так как пустынные и лавовые участки лежат на расстоянии лишь нескольких километров друг от друга, в одной и той же долине и на одинаковой высоте над уровнем моря. Он считает, что светлая окраска связана с окраской местности.

В 1931 г. Бенсон [47] предпринял более подробное исследование фауны млекопитающих этой местности и в своей статье рассмотрел вопрос о влиянии фона на окраску млекопитающих, населяющих белые песчаные дюны и черные лавовые поля. Его наблюдения поддерживают и расширяют данные Дайса, подтверждая мнение, что эти различия в окраске вызваны не климатическими факторами. Бенсон приходит к выводу, что «естественный отбор, направленный на создание покровительственной окраски, в сочетании с действием изоляции кажется лучшим объяснением развития рас, специфичных для дюн и для лавы...»

Ныне, повидимому, ясно, что в некоторых случаях депигментация обусловлена жизнью на светлом фоне и что объяснять ее физическим воздействием света или воздуха весьма затруднительно. Новые исследования Сэмнера [598] заставили его изменить свои прежние взгляды. В интересной работе, посвященной подвидам оленьей мыши *(Peromyscus)*, он выдвигает на первый план оптические, а не климатические факторы, и признает, что прежние аргументы в пользу прямой роли атмосферных агентов в возникновении светлой окраски до некоторой степени утратили свою убедительность. Так, он обнаружил, что на изолированном рифе у северо-западного побережья Флориды, покрытом чистым белым кварцевым песком, *Peromyscus polionotus polionotus*, встречающаяся на материке, замещается особой чрезвычайно «ветлой расой *P. p. leucocephalus.* У этой расы большая часть волос белая, а пигментация шкурки сильно редуцирована. Однако эта местность отличается дождливым климатом и высокой влажностью воздуха. Таким образом, зависимость между влажностью и пигментацией здесь нарушена, тогда как соответствие в'окраске мыши " фона ярко выражено. Сэмнер высказывает мнение, что при

отсутствии прямых доказательств наиболее правдоподобной яв ляется гипотеза о развитии покровитетьственной окраски в j е-зультате избирательной выживаемости светлых особей.

В конечном итоге Сэмнер склоняется к решению, представляю щему собой компромиссмежду обеими возможностями: «Быть может, надо считаться с обоими объяснениями. Резкие различия во влаж ности воздуха способны, возможно, вызывать наследственные изменения в образовании пигментов независимо от отбора, тогда как отбор на основе покровительственной окраски может усилить эти явления у многих пустынных животных».

Дайс и Блоссом [141а] в своей интересной работе по экологии млекопитающих юго-западной части Северной Америки рассматривают ряд случаев локальных, не зависящих от климата приспособлений окраски. Например, самая полная серия цветовых рас имеется у *Perognathus intermedius, Peromyscus eremicus, Neotoma albigula* и TV. *lepida.* *Y* всех видов наблюдаются параллельные ряды светлых, промежуточных и темных рас на светлых, промежуточных по цвету и темных почвах; авторы указывают, что это соответствие нельзя считать ни случайным, ни возникшим в результате различий в климате или питании.

Таким образом, факты безусловно указывают на адаптацию и делают неизбежным заключение, что окраска этих млекопита ющих действительно имеет покровительственную функцию и создана отбором.

Локальные расы птиц. Много аналогичных фактов известно в других группах животных. Выше уже отмечалось сходство окраски ящериц рода *Phrynosoma* с общим тоном различных местообитаний. Среди птиц классическим примером служат пустынные жаворонки рода *Ammomanes,* локальные рЪсы которых замечательно приспособлены к окраске почвы, на которой они гнездятся. В пустыне между Амманом и Багдадом на узкой полосе черных скал Мейнерцхаген нашел почти черную форму *A. deserti annae.* В соседней песчаной равнине эта форма замещалась другой, светлой, *A. d. coxi.* Обе формы прекрасно соответствовали цвету почвы, на которой они жили и, несомненно, гнездились. Чизмен указывает: «Нельзя согласиться с тем, что различная окраска обеих форм обусловлена влажностью, так как в зонах их обитания климат одинаков-). На белых известково-песчаниковых холмах Гуфуфа этот автор обнаружил еще один подвид *A. d. azizi,* самый светлый во всем роде, причем, как он указывает, цвет птицы замечательно гармонировал с розовато-белым камнем.

Бэкер [13] описал один из самых интересных примеров приспособительной окраски. Желтолопастный чибис *Lobipluvia rnalabarica,* распространенный на большей части территории Индии, гнездится на голой земле и обычно откладывает яйца в неглубокие,

совершенно открытые ямки. Однако благодаря землистой окраске и темному рисунку яйца совершенно незаметны и их трудно найти. Бэкер, проводя в 1915 г. поиски гнезд на \зкой песчаной полосе вдоль Мэлабарского берега, где почва состоит из кирштчно-красного латерита с рассеянными зернами черного железняка, обнаружил, что на всей этой территории желтолопастный чибис откладывает своеобразные «критические» яйца с основным цветом от светлого до темного желто-красного с черно-бурыми или красно-бурыми крапинками и пятнами. Эти яйца «совершенно сходны с грунтом, на который отложены», и практически невидимы, когда лежат в гнезде. В последующие годы была собрана большая серия яиц как на полосе красного латерита, так и в прилегающей к ней местности с темной почвой. Яйца с темной почвы имели обычную землистую окраску; яйца с красного латерита почти всегда имели красноватую окраску. «В редких случаях, когда яйца обнаруживались на почве контрастирующей с ними окраски, они настолько бросались в глаза, что, совершенно очевидно, должны были немедленно привлечь]-¦ внимание любого хищника, оказавшегося поблизости».

Локальные расы насекомых. Среди насекомых тоже известно много случаев цветовых рас, хорошо гармонирующих с локальной окраской места обитания. Интересный пример дает пяденица *Camptogramma bilineata.* На маленьком скалистом островке Дерсей, у побережья Керри, Кен [299] нашел меланистический вариетет (var. *isolata),* который в этой местности совершенно вытеснил типичную желтую форму. Меланизм был резко выражен: как передние, так и задние крылья имели однородную черную окраску, гармонирующую с черными сланцевыми скалами этой местности. Кен объясняет меланизм изоляцией и селективным воздействием летучих мышей, коньков, чекканов и мелких чаек, которые посещают скалы, активно преследуя насекомых. Надо помнить, что эти бабочки обычно отдыхают, сидя на поверхности скал, с расправленными крыльями. Кен предполагает, что интенсивная борьба за существование на небольшом открытом участке, окруженном морем, привела к исчезновению светлых особей и к выживанию лучше укрытой темной формы. Хотя Кен и не дает прямых доказательств своего объяснения, оно подкрепляется данными о селективной ценности покровительственной окраски и избирательности поедания насекомоядными врагами, которые будут рассмотрены позднее. Мы должны отметить здесь другой важный факт, а именно, что темная аберрация *C. bilineata* была найдена также на темных скалах прилегающей "асти материка и на таких же темных торфяных болотах Коннемары, тогда как на светлосерых известняках близ пролива Голуэй и на соседние с ним островах Аран этот же вид, излгеняясь в противо-

положном направлении, принял светлую покровительственною окраску.

Особый интерес представляет хорошо известное явление индустриального меланизма у бабочек, недавно рассмотренное Фордом [181a]. Многие виды бабочек, принадлежащие к очень разным систематическим группам, стали черными в промышленных районах Англии и других стран. Изменение произошло в течение последних восьмидесяти лет и продолжает активно распространяться. Как замечает Форд, «это одно из немногих эволюционных изменений, практически наблюдаемых в природе, и, конечно, самое значительное из них».

Ранее всего это изменение было обнаружено у пяденицы *Biston betularia*. Меланистический (почти целиком черный) вариетет *carbonaria* был найден впервые в 1850 г. под Манчестером, Ныне *carbonaria* совершенно вытеснила типичную форму этой бабочки в промышленных районах Англии и распространяется на соседние сельские районы.

Хорошие примеры известны у пядениц *Boarmia extersaria* и *B. punctinalis*. Первая встречается в южной Англии, и здесь ее черный вариетет *cornelseni* редок; но в Германии *cornelseni* заменила нормальную форму там, где вид встречается в индустриальных районах, тогда как в сельских местностях это не имеет места. Сходным образом, черный вариетет *humperti* вида *B. punctinalis* утвердился в тех индустриальных районах Германии, где встречается этот вид.

Распространение этих меланистических вариететов, столь часто совпадающее с индустриальными районами, очень показательно. Весьма существенно и то, что меланистические формы не закрепились в сельских местностях, подобных южной Англии, хотя они и встречаются там и хотя было установлено, что в ряде случаев черный вариетет устойчивее нормальной формы. Как полагает Форд, это, невидимому, объясняется невыгодностью большей заметности, создаваемой черной окраской в сельских местностях, хотя она и дает преимущество в закопченных, дымных пригородных районах многих промышленных округов, где физиологические преимущества, свойственные меланизму, в сочетании с экологическим преимуществом незаметности привели к вытеснению нормальной формы.

ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА В РАЗЛИЧНЫЕ СЕЗОНЫ; СЕЗОННЫЙ ДИМОРФИЗМ

Многие насекомые, дающие за год более одного поколения, обнаруживают сезонный диморфизм, при котором окраска сменяющих друг друга поколений обусловлена изменением условий, связанных с сезонными явлениями. В последующем изложении

предмета я пользуюсь главным образом сводкой ГГаультона {506]. У бабочек часто наблюдаются хорошо выраженные различия между поколениями влажного и сухого сезонов, включающие изменения как цвета, так и формы. В типичных случаях генерация сухого сезона характеризуется удлиненной и изогнутой вершиной переднего крыла и сильно выступающим углом заднего крыла, что создает очертания, более соответствующие согнутым и скрученным _листьям сухого сезона.

Подобные модификации, которые хорошо видны у индийской *КаШта* [43], развились независимо в ряде групп: у сатиров, нимфалид и белянок. Они встречаются также у разных видов умеренной полосы, например у пяденицы *Selenia bilunaria*. В Африке, где, по сравнению с Индией, оба сезона более контрастны, различия между сезонными фазами бабочек в общем более выражены, в особенности в отношении цвета. Из этих двух фаз у фазы сухого сезона покровительственная окраска обычно лучше развита. Более того, иногда, как в случаях *Precis sesamus, P. antilope* и *P. actia,* обе фазы очень резко отличаются друг от друга, причем формы сухого времени обладают в высшей степени критическими нижними поверхностями крыльев, тогда как у форм влажного сезона они резко бросаются в глаза.

Паультон установил связь этих резких различий с условиями жизни в течение обоих сезонов. Во время влажного сезона бабочки обильны, они много летают и редко отдыхают продолжительное время. Сухой сезон это, наоборот, период сравнительно сильного голода для насекомоядных. Насекомые сильно уменьшаются в числе и за ними активнее охотятся. Они меньше летают и более склонны к покою; они вынуждены более длительное время проводить в состоянии неподвижности. К тому же смена поколений почти приостановлена и особи подвергаются жизненным случайностям в течение более длительных периодов. Поэтому в сухой сезон борьба за существование гораздо больше обострена. Эти соображения привели Паультона к заключению, что если для видов, относительно неприятных на вкус, заметность может быть выгодна в течение влажного сезона, когда много более вкусной пищи, то в период засухи покровительственная окраска становится необходимостью, ибо пищи мало и борьба за существование особенно жестока.

ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА, ОБУСЛОВЛЕННАЯ ПОДБОРОМ ПОДХОДЯЩЕГО ФОНА

Известно много случаев, когда гармония окраски животного " ^среды обусловлена определенным инстинктом маскировки, побуждающим животных, столь различных, как кузнечики и бабочки, рыбы и моллюски, искать укрытия в среде, имеющей

подходящую окраску. Я буду говорить об этом инстинкте позже в связи с особыми случаями покровительственного сходства и ограничусь здесь лишь одним примером, наблюдавшимся Дофлейном [152] на Мартинике.

Речь идет о трех видах ящериц из рода *Anolis,* найденных в одной части острова. Очень различаясь по окраске — будучи •соответственно буроватыми, зелеными и светлосерыми с более-темными пятнами,— они, тем не менее, жили в одинаковых условиях и вместе охотились на насекомых на одной и той же почве. Но Дофлейн заметил, что, будучи потревожены, они отбегали на небольшое расстояние и исчезали из виду. Через некоторое время Дофлейн обнаружил, что это исчезновение вызывалось своеобразной «сортировкой» ящериц: каждый вид искал убежища на фоне с подходящей для него окраской. Зеленые особи бежали в зеленую растительность, коричневые — в сухие высохшие кусты, •а серый вид укрывался на серых древесных стволах; мраморная •окраска этого вида аноли хорошо гармонирует с бликами солнечного света на коре. Достигнув защитной зоны, все три вида оставались совершенно неподвижными, как бы зная, что они находятся в полной безопасности.

Мы можем включить сюда также случаи, когда гармония цвета кажется связанной с особыми инстинктами гнездования. Есть данные, что некоторые птицы, гнездящиеся на земле, выбирают то место, окраска которого лучше гармонирует с окраской их яиц, чем остальная территория. Таким образом, яйца оказываются скрытыми лучше, чем при выборе места наугад.

Четырехполосый рябок *(Pteroeles qnadricinctus quadricinctns)* откладывает розоватые яйца, что, казалось бы, должно было увеличить их заметность, ибо они откладываются на голую землю. Однако Батлер (цитируется по Баннерману [18]) наблюдал в Судане «интересный факт, что все найденные им гнезда находились среди опавших листьев *Bauhinia,* которые, высыхая, приобретают тот же глинисто-розовый оттенок, что и яйца; среди этих листьев яйца очень трудно обнаружить».

Чибисы, повидимому, тоже находят сходную защиту для своих яиц, когда гнездятся на пастбищах, где они проявляют склонность класть яйца среди рассыпанных экскрементов домашних животных.

В мае 1938 г. я нашел на большом травянистом лугу около Стратхэвена (Ланарк) большое число гнездящихся чибисов; непосредственное сходство их гнезд с разбросанным бурым конским навозом заслуживает определенного внимания. Во многих случаях гнезда и яйца располагались прямо в середине рассыпанных экскрементов и в этом положении, несомненно, были менее заметны, чем в окружении чистой травы. Распределение в этом случае было следующим: 5 гнезд с яйцами (4 — в кон-

ском навозе, 1 —в траве); 12 пустых гнезд или со скорлупой яиц (6 — в конском навозе, 6 — в траве).

Площадь, покрытая экскрементами, составляла около 1% площади всего луга и была достаточно мала, чтобы совершенно исключить возможность объяснения этих цифр случайностью. Факты, повидимому, указывают на определенный выбор места для гнезда.

Приведенные факты приобретают еще большее значение, если их рассматривать в связи с известной способностью кукушки выбирать приемных родителей, несущих яйца такого же цвета, как и ее собственные. Этот вопрос будет рассмотрен в разделе о мимикрии. Здесь я хочу только привлечь внимание к конечному результату этих инстинктов, столь сильно отличающихся в других отношениях: и тот и другой обеспечивают сходство между окраской яиц и их непосредственным окружением,—сходство, которое в одном случае является покровительственным, а в другом — миметическим.

Глава 2

ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА, СВЯЗАННАЯ С ИЗМЕНЕНИЕМ ЦВЕТА

Рассмотрим важн} ю категорию случаев покровительственного сходства, вызванного приспособительными изменениями окраски особи. Природа этих приспособлений сильно меняется в зависимости от обстоятельств. Они мог)т быть временными или постоянными, специфичными и неизменными или регулируемыми и способными изменяться, связанными с жизненным циклом или с циклом сезонным, развиваться постепенно или появляться сразу.

ИЗМЕНЕНИЯ ОКРАСКИ, СВЯЗАННЫЕ С ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ

Приспособительные изменения, связанные с жизненным циклом, наблюдаются j многих насекомых и других животных. Эти животные на разных стадиях жизни обитают в различных стациях, и их окраска последовательно изменяется в соответствии со сменой стаций. Примеры этого явления у бабочек общеизвестны. Многие пяденицы, вроде *Pachys stratana,* в фазе гусеницы до мельчайших деталей сходны с ветвями кормового растения, на котором они живут, на стадии куколки они находятся в почве и окрашены в ее цвет, тогда как образ жизни и окраска имаго великолепно приспособлены для укрытия на коре.

Многие бражники, как сосновый бражник *(Hyloicus pinasln),* окрашены под цвет хвои, почвы и коры, с которыми тесно связано их существование в фазах гусеницы, куколки и имаго. У некоторых бразильских бабочек рода *Ageronia,* кJ-колки которых висят среди листьев вполне открытые для глаз врагов, эта стадия настолько совершенно видоизменена в отношении формы и цвета, что куколка напоминает свернутый лист еще больше, чем имаго — сср}ю кору дерева.

Паультон указал, что взрослые гусеницы сиреневого бражника *(Sphinx hgustn)* меняют зеленою окраску на бурую и благодаря этому становятся незаметными на бурой земле перед тем, как закопаться д ш окукливания. У гусениц *Eunomos angulana* происходит противоположное изменение коричневой окраски в зеленую, в то время когда они подготавливаются к окукливанию в коконе из листьев вяза [496].

Часто на ранних стадиях развития отдельные фазы связаны с особым временным образом жизни и поведением. Интересный

пример был описан Карпентером по наб иоденням в Уганде. Очень мо юдые 1\сешщы шелкопряда *Tnloqua obhquissuna* имеют бет\ю, как мел, окраскл, скопляясь в больших количествах на поверхности листа, где они кормятся, эти гдсеницы чрезвычайно)ю\о/кп на птичьи экскременты. Но с возрастом и\ внешний вид и поведение меняются. Они становятся темноб\рыми, подобно черешкам листьев, с зеленоватыми в красноватыми пятнами и многочисленными выростами, похожими на чешдйки у основания черешков, теперь они >же не собираются вместе, но кормятся на кромке листьев и сидят поодиночке на веточках и черешках [87].

Мього сходных примеров приведено Па\льтоном [496]. Так, палочкообразные гусеницы многих пядениц отдыхают не на ветвях, а на листьях кормового растения. В этих условиях палочкообразное положение не только не укрывало бы, а, напротив, выдавало бы гусениц}. Некоторые из чтих глсениц, как *Ephyra omicronana,* имеют, однако, зеленою окраск}. Другие б\рого цвета, но принимают особые позы, закрлчиваясь в неправильную спираль, как *Ephyra pendularia,* или, изгибаясь в виде неправильного зигзага, как *Selenia bilunana,* так что вместо ветвей они симулир}ют разорванные и та скрученные части листа, экскременты птиц или улиток.

К этой же категории следует отнести и далеко зашедшие изменения, наблюдаемые у многих животных, например у ^гря *(Anguilla angmlla)* и других рыб, которые, подобно бесчисленным моллюскам и ракообразным, прозрачны и бесцветны на стадии пелагических личинок, а во взрослой стадии, живущей на литорали, непрозрачны и пигментированы под цвет своего непосредственного окружения — водорослей, скал или песка.

У некоторых видов происходят изменения в противоположном направлении, например у летающей рыбы *Cypsilurus furcatus,* мальки которой прячется среди плавающих морских водорослей и окрашены в светложелтый цвет, с плавниками мраморной расцветки, с черными, желтыми и оранжево-бурыми пятнами; но позднее, во взрослом состоянии, эти рыбы надевают типичный пелагический защитный наряд сине-серого и серебристого цвета.

Интересный пример того же порядка представляет брюхоногий моллюск *Aplysia punctata,* окраска которого, меняясь с возрастом от розово красной до оливково-зеленой, гармонирует с изменением фона водорослзй при миграции моллюска из глубоких вод в более мелкие (см. гл. 21).

У млекопитающих и птиц первый наряд молодых животных — надевается ли он до или после рождения — часто сильно отличается от одеяния взрослых. Но не следует думать, что эти различия всегда приспособительны. У львят пятнистая шкура, а хвосты закручены. У маленьких HJM морда испещрена черными полосами

и пятнами, а нош и нижние части тела пятнистые. На шкуре рысят много черных пятен. Поскольку все эти животные, а также и более мелкие хищники, виверры и цивегты, ихневмоны и манжеты, рождают свое потомство в укрытых норах, тщательно пряча и охраняя его, пятнистый рисунок едва ли можно считать покровительственным. "

Тот факт, что у многих видов одноцветные родители приносят пятнистых детенышей, тогда как из одноцветных детенышей никогда не развивается пятнистая взрослая особь, позволяет предполагать, что эти признаки детенышей хищных представляют собой примитивную черту, объяснимую скорее филогенетически, чем экологически. С нашей точки зрения, знаменательно, что» пятнистая расцветка детенышей сохраняется и усиливается \ взрослых леопардов, ягуаров, сервалов и оцелотов,— животных лесных, которым она полезна; но сглаживается у одноцветных кошачьих, живущих в открытой местности,— льва, пумы и каракала.

Различия в окраске поросят и взрослых у многих видов свиней вряд ли приспособительны. Правда, африканские речные[1] свиньи и бородавочники, имеющие полосатых поросят, населяют места, где полосатый рисунок может иметь покровительственное значение, но, как указывает Митчел, «родители так преданно охраняют поросят и вооружены столь сильным оружием, что они не нуждаются в покровительственной окраске» [4131.

Различия между рисунком молодых и взрослых обычны среди оленей. Большинство видов имеет пятнистых детенышей. Часто, как у благородного оленя, косули, вапити и китайского водяного оленя, пятнистая шкура телят линяет через несколько месяцев и пятна больше не появляются. Белые пятна в окраске молодых оленей, держащихся около деревьев и отдыхающих в их тени, не могут сделать их более заметными.

У птиц возрастные различия окраски и рисунка очень велики. Окраска птенцов будет рассмотрена ниже. Несомненно, что расчленяющая окраска пуха только что вылупившихся нанду, эму, казуаров, многих видов уток, куропаток, перепелов, фазанов, чаек, крачек, поганок и всех куликов выполняет покровительственную функцию. Надо отметить, что такие покровительственные одеяния типичны для выводковых птенцов, быстро уходящих из гнезда и начинающих самостоятельные поиски пищи почти сразу же после выхода из яйца. Наоборот, у птенцовых птиц, длительно остающихся в гнезде, птенцы вылупляются голыми и слабыми и не одеваются пухом пестрой покровительственной окраски. Интересно отметить, что это различие наблюдается даже у близких видов. Так, рябок, хотя и родственен голубям, гнездится на земле подобно куриным птицам, и его птенцы вылупляются довольно развитыми и активными. Эти птенцы обладают высоко

покровительственным нарядом охристого или светлобурого цвета с большим количеством темнобурых или черных отметин.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОКРАСКИ

Мы отмечали выше, что у насекомых окраска последовательно сменяющих дрлг друга поколений может быть связана с сезонными изменениями окружающей среды. У различных птиц и млекопитающих сходный результат достигается совершенно иным путем. Здесь сезонные изменения происходят не в окраске последовательных поколений, а в окраске последовательно сменяемых нарядов одной и той же особи.

Сезонные изменения окраски в снежных странах. В окраске и ее изменении у северных млекопитающих и птиц имеется много удивительных особенностей. Общеизвестно, что ряд арктических и субарктических видов, как тундряная и белая куропатки, заяц-беляк, американский заяц *Lepus towhsendi* песец, горностай и другие, меняет летнюю окраску на белую. Но это приобретение покровительственной зимней окраски в снежных странах отнюдь не всеобщее явление. Некоторые формы, как белый медведь, белая сова, полярный кречет и американский полярный заяц, белы в течение всего года. Наряду с этим, другие, как лось, мускусный бык, россомаха, северный олень и ворон, не одевают белого наряда даже в самых холодных частях своего ареала.

Среди форм, проделывающих сезонные изменения, близкие виды могут сильно отличаться один от другого в этом отношении. Например, копытный лемминг *(Dicrostonyz torquatus)* надевает бел^ю зимнюю шкурку, в отличие от норвежского лемминга *(Myodes lemmus)* [33].

У многих животных степень сезонного изменения окраски меняется в зависимости от географической широты и климата. Например, песец *(Alopex lagopus)* на самом севере своего ареала распространения почти всегда сменяет голубовато-бурое летнее одеяние на чисто-белую зимнюю шкурку; но в Исландии, где зима менее сурова, белая шкурка надевается редко. Это же относится и к горностаю *(Mustela erminea),* который регулярно белеет зимой на севере Шотландии, а в Англии белеет не столь полно и менее часто. Сходным образом ласка *(Mustela nivalis)* всегда белеет на севере Европы и только изредка — в Великобритании. Заяц-беляк северной Европы *(Lepus tirnidus)* и его локальные расы в Шотландии и Ирландии представляют собой хороший пример этого рода явлений. На Скандинавском полуострове этот заяц, как правило, становится белым; в горной Шотландии он обычно также белеет; но в Ирландии и южной Швеции он сохраняет серую шкурку в течение всего года. В Северной Аме-

рике заяц прерий *(L. campestris)* и американский заяц *(L. an>ericanus)* белеют зимой; лесной заяц *(L, sylvaticus),* распространенный южнее, сохраняет летнюю окраску, тогда как американский полярный заяц *(L. arcticus)* круглый год остается белым.

Доказано, во всяком случае для некоторых видов, что фактором, вызывающим побеление волос, является низкая температура [496]. С другой стороны, известно много фактов, не согласующихся с этим объяснением. Прежде всего, у некоторых, видов, например у горностая, изменение окраски происходит иногда ранней осенью, до начала холодов; кроме того, известно, что песцы, живущие в парке Зоологического общества, регулярно белеют. Эти факты не подтверждают мнения, что изменение окраски обусловлено прямым влиянием климата. То обстоятельство, что некоторые арктические и субарктические млекопитающие и птицы подвержены сезонной смене окраски, а другие — нет, делает маловероятным подобное объяснение смены окраски.

Вместе с том, исключения, когда темная летняя окраска сохраняется в течение зимы, косвенно подтверждают скорее приспособительное, чем климатическое объяснение этого явления[1]. Это как раз «исключения, подтверждающие правило», потому что животные, которых они касаются,—• ворон, соболь, россомаха, куница, мускусный бык, лось, северный олень - мало нуждаются в покровительственной окраске (см. гл. 9). Очень существенно, что белый наряд, постоянный или временный, носят зимой именно такие виды, как белый медведь, песец, полярный кречет, горностай, ласка, белая сова, белая и тундряная куропатки и заяц-беляк, которые в качестве потенциальных хищников или возможных жертв нуждаются в покровительственной окраске для защиты или нападения.

Сезонные изменения окраски обитателей лесов е опадающей листвой. Остановимся вкратце на одном типе изменений окраски, в некоторых отношениях прямо противоположном только что разобранному. Многие обитатели лесов и саванн тропических и субтропических областей несут на теле белые пятна, подобно индийскому пятнистому оленю *(Axis axis),* большой лесной антилопе *{Tragelaphus scriptus)* из Африки и пятнистой морской свинке *(Cuniculus paca)* из Южной Америки. В местностях, где солнечные лучи, проходя сквозь листву, разбрасывают везде солнечные блики, светлые на фоне окружающей тени, такие отметины, разбросанные по спине и бокам животного, представляют собой важный и эффективный элемент покровительственной окраски.

[1] Само собой разумеется, что связанные о климатом изменения окраски также приспособительны. Здесь, как и во многих других местах, автор понимает приспособительность окраски слишком узко и односторонне. *(Прим. ред.)*

Однако в более холодных широтах, где листья осенью опадают, пятнистое одеяние в зимние месяцы играло бы демаскирующую роль. Интересно, что некоторые виды, как европейская лань *(Dama dama)* п японский олень *(Sika nippon),* населяющие леса с опадающей листвой, действительно подвержены сезонной смене окраски. Летом они украшены белыми пятнами, а зимой пятна исчезают и появляется одноцветная сероватая или коричневая окраска. Но на острове Формоза, где климат более жаркий и леса вечно зелены, японский олень представлен формой, у которой белые пятна сохраняются и зимой.

Если сравнить эти сезонные изменения с изменениями окраски у арктических животных, можно заметить, что одинаковая тенденция к образованию белых волос связана с диаметрально противоположными климатическими условиями. В снежных странах это явление наблюдается зимой, а в лесах — летом. Но и тут и там этими противоположными способами вызывается один и тот же результат, а именно покровительственное сходство окраски, соответствующее меняющейся среде, сходство в одном случае со снежными полями, а в другом — с бликами солнечного света.

МЕДЛЕННО РЕГУЛИРУЕМАЯ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА —МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОКРАСКИ

Способность изменять окраску имеет первостепенное значение в связи со многими обстоятельствами жизни животных. Даже у видов, ведущих более или менее сидячий образ жизни, различные особи могут очутиться в среде, неподходящей для них по окраске. Подвижные животные постоянно приходят в соприкосновение с различным фоном. Ни в том, ни в другом случае постоянная окраска животного не может всегда соответствовать окраске среды. Меняющиеся условия, как для многих особей в какой-то один момент, так и для одной особи в разное время, требуют меняющейся маскировки. И никто из знакомых с удивительным разнообразием и гибкостью адаптивных систем природы не удивится, обнаружив, что и эта труднейшая задача— приспособление животного к меняющемуся фону — была успешно разрешена, причем не один, а много раз, и разными представителями животного царства.

В этом разделе мы рассмотрим один из типов приспособительной окраски, наиболее распространенный в природе среди относительно пассивных насекомых и других животных, которые проходят развитие на определенном фоне и в ходе развития приспосабливаются к преобладающей окраске своей среды. Такие

изменения окраски, известные под название:,! морфологических, обычно развиваются медленно и необратимы, в противоположность физиологическим изменениям окраски, которые, как мы увидим в следующем разделе, способны развиваться быстро и обратимы.

Регулируемая покровительственная окраска гусениц и куколок у чешуекрылых. В классической серии опытов, проведенных много лет назад, Паультон [491] установил, что гусеницы и KJколки некоторых бабочек обладают способностью принимать окраску своего непосредственного окружения. В опытах над крапивницей *(Vanessa urticae)* и павлиньим глазом *(V. io),* а также капустницей *(Pieris hrassicae)* и репницей *(P. гараё)* он показал, что приспособление куколок обусловлено чрезвычайной чувствительностью гусениц к отраженному свету на последней покоящейся стадии, перед окукливанием.

Следующим интересным открытием было то, что некоторые гусеницы способны к приспособительному регулированию не только окраски, но и рисунка. Паультон [502] обнаружил, что глсеницы *Odontopera bidentata,* сидяшие днем на сучках и ветвях своего кормового растения, чрезвычайно чувствительны к разным оттенкам коричневой и серой окраски его коры; когда же гусениц пересаживали на ветви, покрытые лишайником, на их буром коро-подобном теле появлялись серые пятна, напоминающие лишайник. Сходные результаты были полечены в опытах с молодыми гусеницами дуболистного коконопряда *(Gastropacha quercijolia).*

Регулируемая покровительственная окраска у прямокрылых. Сходство окраски некоторых саранчевых с различными оттенками общего фона среды в разных местностях хорошо известно; имеются убедительные данные, что эти насекомые реагируют на окраску среды и обладают высокоразвитой способностью к индивидуальному приспособлению окраски [514, 207], В 1901 г. Паультон наблюдал, что кобылки *Stauroderus bicolor* всегда были окрашены под цвет красновато-бурой почвы Гельголанда, но на соседней песчаной дюне кобылки этого же вида были песчаного цвета. Ни одного темного экземпляра не наблюдалось на дюнах и ни одного светлого — на темной почве. Паультон писал: «Результаты наблюдений, проведенных в двух столь близко расположенных местностях, не дающие на столь большом материале ни единого исключения, не оставляют сомнений, что этот вид обладает способностью приспосабливаться к окраске своей нормальной среды, хотя эта среда у разных особей может быть резко различной».

Сравнительно недавние исследования Фора [170] и Герца и Иммса [248] полностью подтвердили это предположение; ныне

известно, что неполовозрелые стадии разных саранчевых обладают способностью медленно приспосабливать свою окраску, и притом в широких пределах. Это «морфологическое изменение окраски* может приводить к большому сходству в окраске насекомого и его непосредственного окружения. В другой работе я упоминал об очень широком спектре покровительственной окраски у прямокрылых Канарских островов. Очень яркий пример был описан Хэвилэнд [232]. Она пишет об *Acrida turrita* — малоподвижном травоядном саранчевоы: «*В* июне, когда трава еще свежа и зелена, акриды бывают зеленого цвета, а их антенны и края надкрылий — серебристо-пурпурового. В это время «ни не заметны среди стеблей и пурпуровых метелок злаков. В августе, когда растительность высыхает и желтеет, акриды питаются на тех же местах, но имеют уже буро-желтую окраску и выглядят как бы высохшими, напоминая к}сочки соломы».

Регулируемая покровительственная окраска на территориях, почерневших в результате степных пожаров. Но еще более замечателен пример с африканскими насекомыми, описанный Па}льтоном [514]. Эти насекомые обладали покровительственной окраской, обеспечивающей незаметность на территориях, почерневших от степных пожаров. Бакот, Карпентер и Суиннертон собрали на таких территориях представителей многих rpjnn насекомых, а именно тараканов, богомолов, сверчков, многие виды саранчевых, клопа-щитника, гусениц ночницы; все они в большей или меньшей степени были черного цвета или имели обугленный вид в соответствии со своим окружением. Например, iусенипы (повидимому, *Spodoptera abyssinia),* собранные Карпентером на одном из островов озера Виктория, были покрыты продольными густочерными и яркозелеными полосами. Эта расчленяющая окраска прекрасно гармонировала с обожженными огнем стеблями и новыми проростками, которыми они питались. Клоп *Macrinajuvenca,* найденный Карпентером в Уганде в сходных условиях, имел окраску полусгоревшего куска дерева.

Прямые доказательства того, что эта покровительственная окраска вызвана индивидуальным приспособлением, а не появлением сезонных форм, приспособленных ко времени степных пожаров, отсутствуют. Однако первое объяснение подкрепляется наблюдениями Сьёстедта [575] и становится вероятным в свете данных о том, что различные представители прямокрылых и гусеницы бабочек действительно обладают способностью изменять свою окраску в соответствии с окружением.

Регулируемое сходство с цветками. Многие другие животные, в том числе различные ракообразные и паукообразные, способны к медленным реакциям сходного типа. Паук-бокоход *Misamena*

vatia обладает способностью в значительной мере приспосабливать свою окраску к различным фонам. Он имеет любопытную и безусловно выгодную привычку прятаться среди лепестков цветков, сидя в засаде и поджидая добычу — насекомых. Его окраска изменяется в широких пределах. Хорошо известно, что эти пауки окрашены в тон именно того растения, на котором они живут. Например, Паккард [452] обнаружил, что в штате Мэн на протяжении июня и июля, когда большая часть цветков, как белая блошница и ромашка, белого цвета, особи *M. vatia* были тоже белыми; не удалось найти ни одной желтой особи. Позже, в конце июля и начале августа, когда начинает цвести золотая розга *(Solidago),* появляется некоторое число желтых особей. В середине же августа и в течение сентября почти все пауки оказываются светло- или темножелтыми. Сходные явления наблюдались Бэнксом в штате Виргиния, где белые пауки, появляющиеся весной на белых *Trillium,* позднее, на желтых цветках *Erythronia* становились желтыми. В Англии особи, собранные с вереска, обычно имеют розовую окраску. Кервиль 13081 и Габричевский 1191] показали экспериментально, что это сходство вызвано индивидуальным приспособлением окраски и что эта реакция, кроме того, обратима. Так, когда Кервиль перенес особь с желтым брюшком с желтого венчика лютика *Ranunculus acris* на зеленовато-белый венчик фиалки *Viola tricolor,* паук постепенно принял окраску своего нового фона. Бело-зеленая особь стала яркожелтой после переноса с белого цветка *Calystegia sepiurn* на желтый цветок *Chrysanthemum coronarium.* Габричевский установил, что молодые паучки были неспособны принять белую или желтую окраску при воспитании их на бумаге этих цветов; но проделав последнюю линьку, они стали чувствительными к отраженному желтому или белому свету —• белые особи через 10—20 дней принимали желтый цвет на желтом фоне, а когда их переносили на белый фон, они через 5—6 дней снова восстанавливали белую окраску.

БЫСТРО РЕГУЛИРУЕМАЯ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОКРАСКИ

Тип изменения окраски, который нам предстоит рассмотреть, отличается от предыдущего быстротой и возможностью повторения эффектов, которые вызываются перемещением пигментных зерен в специализированных клетках — хроматофорах. Способность быстрого, иногда почти мгновенного приспособления окраски к цвету фона особенно важна для активных животных, постоянно переходящих с одного фона на другой и обратно. Благодаря этой способное™ животное, оставаясь незаметным, сохраняет свободу передвижения. И эта способность в ее полном

развитии представляет собой, несомненно, наиболее здивительный* способ управления критической окраской в природе.

Следует прежде всего отметить, что этот механизм свойственен главным образом «высшим» животным. Моллюски, членистоногие и позвоночные представляют собой три высшие ветви эволюционной специализации в мире животных, и именно у этих трех типов развилась способность физиологического изменения окраски.

Хроматофоры развиты у головоногих — этой высшей ветви эволюции моллюсков,— у ракообразных, в виде исключения,— у насекомых, и, наконец, у трех низших классов позвоночных — рыб, амфибий и рептилий. Для птиц и млекопитающих деятельность хроматофоров была бы бесполезной, так как их кожа обычно скрыта под перьями или волосами.

Физиологический механизм изменения окраски сложен: в нем участвуют рефлекторные действия, вызываемые зрительными восприятиями, и регуляция гормонами, находящимися в крови, а в некоторых елл-чаях изменение окраски вызывается прямым действием света на кожу. Паркер [455] указывает, что все животные, обладающие этой способностью, имеют хорошо развитые органы чувств, в особенности глаза, и что глаз, повидимому, играет важную роль в возбуждении цветовой реакции, которая, однако, скорее представляет собой рефлекторную реакцию, чем результат высшей нервной деятельности. Как правило, изменения окраски, затрагивающие животное в целом, вызываются действием гормонов, тогда как образование рисунка, требующее независимой активности хроматофоров разных частей тела, управляется нервной системой.

Полупостоянные приспособления у **рыб.** Перед тем как рассмотреть этот тип изменения окраски, я должен сказать о другом, более постоянном типе приспособления, часто имеющемся у рыб и связанном с уменьшением или увеличением числа хроматофоров, а не с сокращением или расширением находящегося в них пигмента. Последнее приспособление можно сравнить с внезапным покраснением или побледнением человека, наступающим быстро, но не надолго, под влиянием гнева или страха. Первый же случай можно сравнить с более постепенным и стойким потемнением от загара или побледнением от болезни. Интересно отметить, что по своему воздействию на наблюдателя эти два типа приспособлений рыб совершенно аналогичны тем двум способам, которыми художник оттеняет пунктирный рисунок, а именно либо увеличением *числа* точек на данной площади, либо увеличением *величины* каждой точки". Адаптации посредством изменения распределения хроматофоров требуют времени; они хотя и обра-
[illegible]

проводящим различные периоды жизни в разной среде; у таких именно видов они и проявляются наиболее часто. Например, камбала *(Pleuronectes platessa),* рисунок окраски которой изучался Хьюэром, имеет полупостоянные пятна. Мальки, обычно живущие в прибрежных песчаных грунтах, пестро расцвечены и обладают многочисленными белыми пятнами, хорошо гармонирующими с фоном. С другой стороны, взрослые камбалы, находящиеся на илистом дне, окрашены в серовато-бурый цвет, обычно без белых пятен, тогда как особи, живущие на дне, покрытом беловатой галькой, характеризуются многочисленными белыми пятнами.

Такие приспособления окрасок, совпадающие по тону, цвету или рисунку со средой, где живут рыбы, знакомы каждому натуралисту. В некоторых случаях получаемые результаты просто поразительны. Джордан отмечает, что на калифорний« ом побережье живет морская собачка *Apodichthys flavidus,* которая может иметь в зависимости от окружающей среды три разные окраски — кроваво-красную, травянисто-зеленую или олнвковожелтую; в этом случае красная окраска также играет защитную роль, так как красные особи распространены в зоне произрастания красных водорослей. Особи *Inimicus japonicus* из японских вод, пойманные среди лавовых скал, имеют черноватый цвет, а пойманные среди красных водорослей — яркокрасную окраску с редкими неправильными желтовато-коричневыми отметинами.

Изменения сходного характера отмечаются у некоторых американских морских игл, меняющих темнозеленую окраску на светлозеленую при переносе их из зарослей *Zostera marina* в бледно окрашенные морские водоросли; или бурую на красную при переносе с илистого грунта в заросли красных водорослей. Многие другие костистые рыбы, в том числе губан *(Crenilabrus),* форель *(Salmo),* колюшка *(Gasterosteus),* бычок *(Coitus)* и гольян *(Phoxinus),* также способны в значительных пределах изменять свою окраску, в общем сходную с их естественным окружением.

Изменениям окраски поперечноротых рыб уделялось меньше внимания, но ныне известно, что многие виды, например морская собака *(Mustelus canis)* [457] и скат *Raja erinacea,* обладают значительной амплитудой изменчивости и что эти изменения соответствуют, невидимому, изменениям среды. Паркер провел над *R. erinacea* опыты, показавшие критический характер приспособления окраски. Две особи, не различимые по цвету, были помещены: одна в резервуар с белыми стенками, другая — с черными. Через 18 час. рыба, находившаяся в белом резервуаре, стала светлокоричневой, а в черном — темнокоричневой; их поменяли местами, и через 9 час. светлый скат стал темным. У другой рыбы обратное изменение шло медленнее, но через 21 час после пересадки в белый резервуар она стала розовато-белой. Этим способом пользуются для «кондиционирования» гольянов в сосуде с белыми стенками, чтобы сделать рыбу более заметной, когда ею пользуются в качестве наживки для щуки и окуня в темных водах. Как писал Паультон [496]: «Рыбак знает, что пока приманка не приспособилась к среде, шансы поймать рыбу особенно велики. Этот опыт доказывает практически, что изменение окраски является по существу покровительственным»,— вывод, блестяще подтвержденный в последнее время Сэмнером, опыты которого подробно описываются ниже.

Быстрое приспособление у рыб. Мы должны теперь рассмотреть приспособления более специализованного типа. Многие рыбы, в особенности некоторые обитатели коралловых рифов, обладают способностью быстро изменять окраску, причем эти изменения, как по размаху, так и по быстроте, значительно превосходят изменения окраски у хамелеона, ставшие классическим примером.

В своем подробном исследовании изменений окраски различных рифовых рыб, при их перемещении из района Бермудских островов в нью-йоркский аквариум Тоунсенд отмечает «немедленные изменения» у 28 тропических видов. Некоторые из них, подобно *Epinephelus striatus,* могут сменить за несколько секунд шесть или даже восемь окрасок. Эти цветовые реакции часто истолковываются как эмоциональный ответ, вызванный возбуждением, гневом или страхом, или как результат деятельности, связанной с нападением или питанием. Однако, признавая роль этих факторов, нельзя все же сомневаться, что многие изменения окраски обычно вызываются изменениями фона и связаны с ними. Они адаптивны, ибо способствуют маскировке, как было показано работами Сэмнера [594], Маета [398], Хьюэра [255] и других.

Замечательная способность адаптивного изменения окраски у камбалы известна настолько хорошо, что ее не стоит здесь подробно описывать. Камбала *(Pleuronectes flesus)* обычно имеет серовато-оливковую окраску с более или менее развитыми пятнами коричневого цвета; однако иногда она бывает желтой или почти черной. Наиболее чутко реагирующие виды не только имеют широкий размах изменчивости от самых бледных песчаных тонов до глубоких коричневых, но и обладают замечательной способностью реагировать на разный характер рисунка своей среды, принимая различные узоры, меняющиеся в известных пределах соответственно строению дна, на котором они лежат. Работы Сэмнера с камбалами *Rhomboidichthys podas* в Неаполе и *Lophopsetta maculata, Paralichthys dentatus* и *Pseudopleuronectes americanus* в Вудсхоле дают много замечательных примеров приспособления рыб к окраске песка, ила или гравия, на котором им случается лежать.

Криптическая сущность изменений окраски у рифовых рыб была показана Лонгли [337, 339], который произвольно получал у них разные окраски, переводя их с помощью пищевой приманки из одной среды в другую. Быстрые изменения покровительственной окраски происходят и при перемещениях рыб в вертикальном направлении: некоторые виды, оставляя дно и подымаясь вверх, быстро меняют «донную» узорчатую окраску на одноцветное одеяние. Как пишет Лонгли [346], «ни одна рыба не может превзойти в этом отношении крупную *Hepatus matoides,* которая, находясь у дна, может быть сплошь черной, за исключением хвоста и пестрого желтого грудного плавника, но, поднявшись на 8—10 *м* от дна, принимает одноцветную бледную сине-серую окраску, становясь почти незаметной». Сходный и очень интересный пример представляет один из видов *Thalassoma,* различные цветовые фазы которого первоначально описывались в качестве двух разных видов, *T. nitidus* и *T. nitidissima;* первый был окрашен в темносиний цвет, а второй, в основном,— в желтый. Лонгли [347] установил, что эти изменения окраски связаны с изменениями среды: синюю одежду «*nitidus*» носят рыбы, плавающие далеко от дна, а желтая «*nitidissima*» надевается рыбами, плавающими около дна. «Стайки в два и более десятков рыб, окрашенных по типу *nitidus,* бросаясь на дно, за приманкой почти мгновенно превращались в *nitidissima* и возвращались к исходной окраске, подымаясь вверх».

Другой важный факт, выясненный подводными исследованиями Лонгли, заключается в том, что изменение окраски часто связано с той или иной формой активности рыбы, создавая соответствующую оптическую иллюзию. Например, различные рыбы, которые попеременно бывают то продольнополосатыми или одноцветными, то поперечнополосатыми, носят первую окраску при движении (рисунок покровительственный, так как он маскирует движение вперед), а вторую — отдыхая (когда полосы расчленяют контур и скрадывают форму на пятнистом фоне). Сходные адаптации имеются у некоторых головоногих, которые, при плавании, несут продольные полосы, а в покое — поперечные [345].

Даже в тех случаях, когда изменение окраски кажется чисто эмоциональной реакцией, его результат может способствовать маскировке. Например, в одной из своих цветовых фаз *Epinephelus striatus* несет рисунок из черных полос и пятен на светлом основном фоне. Ее окраска с сильными цветовыми контрастами, скрадывающей глазной полосой, совпадающими элементами, переходящими с тела на плавники, и расчленяющим рисунком, всюду пересекающим контур тела, оказывается на пестром фоне в высокой степени покровительственной. Тоунсенд сообщает, что именно полосатый наряд «немедленно одевают все особи, если **они** испуганы и ищут убежища на каменистом грунте» [629].

Быстрое приспособление у амфибий. Многие бесхвостые амфибии способны к более или менее быстрому приспособительному изменению окраски, которое во многих родах, например у шпорцевых лягушек и квакши, замечательно широким диапазоном от очень темных до очень светлых тонов. Эта способность как б}дто достигает своей высшей и наиболее совершенной формы у *Hyla gougHi* из Тринидада. Буленджер [58] писал, что быстрые изменения окраски, которые проделывает этот вид, вероятно, не имеют себе равных среди других амфибий; эти квакши располагают спектром окрасок от темнобурой, через красновато-бурую и различные оттенки желтого, до очень светлой серовато-белой.

Но еще более замечательны изменения, описанные Сандерсоном [551] у *Phrynobatrachus plicatus* в Камеруне. Лягушка, голова и спина которой при поимке были окрашены в зеленый и коричневый цвета, стала, когда ее взяли в палатку, почти черной, за исключением терракотовой полосы вдоль спины. Сандерсон приводит следующий список цветов, наблюдавшихся у различных особей этого вида: чисто-белый, желтый, золотой, оранжевый, кирпичный, различные оттенки бурого, каштановый, пурпуровый, розовато-лиловый, розовый, цвет морской воды, травянисто-зеленый и серый.

Такие изменения у амфибий вызываются большим числом факторов: сюда относятся температура, тактильные и зрительные раздражения, прямое действие света на кожу, нарушения дыхания и т. д., причем активация хроматофоров происходит" путем действия гормонов. Но какова бы ни была физиологическая причина этих изменений, несомненно, что они приводят к гармонии окраски особи с окраской среды. Гадов [195], касаясь наблюдений физиолога-экспериментатора, говорит: «Все это звучит очень хорошо, но наблюдения и опыты проводятся в физиолог гических лабораториях. А лягушки, когда их наблюдают в естественных условиях или даже в неволе, но при надлежащем уходе, не всегда ведут себя соответственно представлениям физиолога... Во многих случаях животное может оценить обстановку и... глаз играет очень значительную роль в определении окраски, которая должна получиться. Чувственное восприятие кожи брюшка одинаково, окрашена ли она в белый, черный или зеленый цвет. И как получается, что лягушка столь точно приноравливает свою окраску к общей окраске фона?».

Быстрое приспособление у ящериц. Помимо хамелеонов, среди^ ящериц многие виды обладают способностью быстрого приспособления окраски. Этой способностью обладает, например, американская игуана *Anolis carolinensis,* окраска которой меняется от темнобурой до светлозеленой, а также азиатская агама *Calotes versicolor,* способность которой менять окраску приводит-

•к тому, что европейцы часто ошибочно называют ее «хамелеоном». Некоторые гекконы также очень быстро меняют окраску в исключительно широких пределах. Малькольм Смит указывает, что *fcehyra mutilata* может быстро менять цвета [579], а по Титлеру [634] *Phelsuma andamanense* обладает диапазоном окрасок от густой изумрудно-зеленой (наряд, носимый на солнце или при сильном освещении) до почти черной (для темных мест и слабого освещения). Следует отметить, что все перечисленные виды, как **и** хамелеон,—типичные обитатели деревьев и поэтому (в противоположность наземным формам) могут достигать безопасности благодаря главным образом покровительственной окраске, а не проворству и быстроте, хотя изменения окраски имеют место и j многих наземных ящериц, например *у^Phrynosoma.*

Цветовая реактпя у головоногих. Цветовая реакция, свойственная головоногим,— кальмарам, каракатицам и осьминогам,—замечательна как по быстроте, так и по диапазону. Раздраженный ^осьминог может из пепельно-серого стать черным и снова превратиться в пепельно-серого, давая все тончайшие переходы оттенков в этом интервале. Бесчисленное разнообразие оттенков и изменений, которое может проявить такое животное, можно сравнить только с изменением оттенков неба и воды. У некоторых кальмаров наблюдается подобная игра красок, разыгрывающаяся обычно в пределах золотисто-оранжевого, красного и бурого цветов [455].

Хроматические органы, обусловливающие эти замечательные изменения, были изучены у кальмара *(Loligo)* Бозлером [59].

Каждый орган имеет сложную структуру и состоит из высоко •специализованной группы клеток: центрального элемента — собственно хроматофора, содержащего пигмент, и ряда иннервированных мышечных волокон, отходящих от него радиально под кожей. Сокращение радиальных волокон вытягивает центральную клетку в широкий диск, и ее пигмент занимает тогда гораздо большую площадь, чем до этого. При расслаблении этих волокон эластичность клеточной оболочки заставляет хроматофор принять прежнюю сферическую форму.

Хроматофор головоногих представляет собой чрезвычайно •сложное образование не только со структурной, но и с функциональной точки зрения. В своем ценном обзоре строения хроматофоров Паркер констатирует: «Функциональная активность хроматофора связана со многими сложными деталями действия мышц. В своем отношении к центральной нервной системе хрогматофор проявляет высокую степень диференциации, потому что вся система хроматофоров может приводиться в действие ложально с тем, чтобы создать волнообразное распространение из-

.менений окраски, столь характерное для этих моллюсков. Это было бы невозможно без высокой степени специализации центральной нервной системы, способной вызвать последовательный ряд внешних изменений. В этом отношении хроматофорный аппарат головоногих должен обладать сложной системой передачи и регулирования» [455].

Особые свойства хроматофорного механизма головоногих допускают чрезвычайную быстроту изменения окраски. Соландт и Хилл [580] нашли, что весь переход хроматофора *Sepia* от полного сокращения к полному растяжению происходит за две трети сект,нды.

Данные, касающиеся приспособительного значения изменения окраски у *Sepia officinalis,* были недавно получены Холмсом. Холмс приходит **к** выводу, что окраски каракатицы обладают покровительственной функцией. ,Он установил, что эта подвижная каракатица имеет в своем распоряжении богатый гардероб. При разных условиях одеваются разные наряды, п обычно наряд так приспособлен к среде, что достигается покровительственный эффект. Например, когда животное находится в покое на белом фоне, все хроматофоры сокращаются до тех пор, пока оно не станет перламутрово-белым. На-.хорошо освещенном песчаном дне выставленная спинная поверхность несет пятнистый рисунок очень светлого и несколько более темного бурых тонов. На черном фоне пестрый рисунок затемняется, и животное становится очень темным. С другой стороны, на темном фоне с белыми пятнами появляется резко расчленяющий рисунок, состоящий из яркобелого квадрата или двух белых поперечных полос на спине. Этот расчленяющий рисунок появляется лишь при одновременном наличии в поле зрения животного и темных и светлых предметов; таким образом, реакция в одновременно и белой и черной среде совершенно отлична как от реакции на чисто белый, так и от реакции на черный фон [269].

Цветовая реакция у ракообразных. Многие из более крупных ракообразных — амфиподы, равноногие, десятиногие — обладают приспособительными цветовыми реакциями. О таких изменениях можно вообще сказать, что они создают гармонию окраски животного с окраской среды, причем хроматофоры расширяются на темном фоне и сжимаются на светлом. Часто налицо изменения не только оттенков, но и цветов. По Коллеру [320], креветка *Crangon* принимает в разных условиях среды подходящие оттенки желтого, оранжевого или красного цвета. Изменения окраски у *Hippolyte* подробно изучались Киблем и Гемблем [198, 199, 304], обнаружившими, что на белом фоне у креветок пигмент уменьшался до размеров точек или исчезал, а на черном фоне Появлялись большие количества красного и желтого пигмента,

и креветка становилась тёмнокрасной. В естественных условиях, на фоне водорослей, *H. varians* хорошо гармонирует со средой, становясь бурой на бурых водорослях, зеленой на *Ulva* или *Zostera,* красной на красных водорослях. Гембль и Кибль обнаружили, что молодые прозрачные особи, будучи помещены на освещенные прямым солнечным светом водоросли, становились зелеными или бурыми в течение 48 часов [304]. Возникновение окраски, соответствующей по тону водорослям неглубокой прибрежной зоны, не случайно, ибо *Hippolyte* тесно связана с водорослями, среди которых она живет и которыми питается. Эти авторы отмечают, что из всех признаков, характеризующих *Hippolyte,* «наиболее поразительна ее упорная неподвижность на выбранной ею водоросли».

Хроматофорный механизм ракообразных, невидимому, управляется целиком гуморальными факторами. Так, Коллер [320] показал, что у креветок, принадлежащих к родам *Crangon* и *Leander,* в глазных стебельках продуцируется особое вещество, «контрактин», которое, переходя в кровь, вызывает сокращение пигмента в хроматофорах; ростральный «черный орган» вырабатывает другое вещество — «экспантин», имеющее противоположное действие. Однако регулирующий механизм, очевидно, чрезвычайно сложен, и, как замечает Паркер, мы еще далеки от полного понимания его действия. У *Crangon,* например, реакции очень изменчивы, так что креветка может хорошо приспособиться к столь различной окраске фона, как белая, красная, оранжевая, желтая и черная.

Физиологическое изменение окраски у *Carausius*. Обратимые или физиологические изменения окраски известны и у насекомых, ибо палочник *Carausius* темнеет и светлеет в ответ на множество стимулов, в том числе на изменение температуры, изменение осмотического давления крови, механическое воздействие, изменение влажности и зрительные восприятия. Цветовая реакция этих палочников в последнее время привлекла внимание многих исследователей, прежде всего Гирсберга [207], Янда [286], Пантель и Синети [454] и Прибатша [528]. Изменение окраски обусловливается сжатием в комок или расширением зернышек пигмента в гиподермальных клетках, которые поэтому можно считать неспециализованнымихроматофорами. Сходство между гиподермальными клетками *Carausius* и более специализованными структурами у различных позвоночных и беспозвоночных с настоящими хроматофорами распространяется и на способ регулирования. Дело в том, что зрительные стимулы, действуя через глаз животного на зрительный центр мозга, повидимому, возбуждают выделение в кровь гормона, вызывающего перемещения пигмента.

Экологическое значение цветовой реакции. В хроматофорных механизмах наблюдается та же закономерность, которая снова и снова встречается в других категориях явлений приспособительной окраски, а именно: сходный конечный результат достигается самыми разными средствами. Существуют широкие различия как в количестве, так и в расположении различных хроматических элементов, образующих физическую основу изменения окраски. Различны и физиологические способы регуляции.

По своему строению разные типы хроматических элементов весьма несходны. У позвоночных они относительно просты и состоят из отдельных клеток, каждая из которых нормально содержит лишь один тип пигмента. У ракообразных хроматофор состоит из группы клеток, или синцития, содержащего пигмент одного или нескольких типов. У головоногих сложность и своеобразие строения хроматофора дают право считать его органом.

С физиологической точки зрения, столь же поразительны различия в способах регуляции. Хроматофорный аппарат головоногих управляется главным образом нервами, относительно мало завися от гормонов. У ракообразных, наоборот, хроматофоры не имеют нервных связей и, повидимому, активируются исключительно гормонами. Регуляция деятельности меланофоров у позвоночных может быть либо нервной, либо гормональной: главным образом нервной у рыб, преимущественно гормональной у земноводных, а у пресмыкающихся той и другой одновременно [455].

Однако нужно подчеркнуть основное: среди всего этого разнообразия структур и физиологической деятельности обычно прослеживается общий тип внешнего стимула и общий тип видимой реакции. Первично окраска фона воспринимается глазами, которые являются важнейшим преддверием хроматофорной системы. А конечный результат — это приближение цвета и тона, а часто и рисунка организма к его среде, другими словами, приспособление к среде, уменьшающее заметность организма.

Глава 3

СКРАДЫВАЮЩАЯ ПРОТИВОТЕНЬ

Второй оптический принцип, на котором основывается покровительственная окраска,— это принцип противотени. Если рассматривать под открытым небом животное или какое-либо другое объемное тело, видно, что верхняя поверхность тела освещена более ярко, чем нижняя. Это вызвано тем, что свет падает сверх)'* с неба. Из-за такого освещения окраска верхних частей кажется более светлой, тогда как нижние поверхности, находящиеся в тени, кажутся более темными.

Именно благодаря неодинаковому отражению света от разных его поверхностей однородно окрашенный предмет и представляет глазу игру *света* и *тени.* Именно благодаря этому — свету и тени — и создается рельефность, позволяющая нам распознавать предмет как объемное тело.

Именно это свойство света позволяет нам с первого взгляда отличить диск от шара, боковую поверхность куба от таковой цилиндра, даже если сравниваемые тела имеют, казалось бы, одинаковые контуры и даже при полном отсутствии зрительных впечатлений, связанных с перспективой или стереоскопическим • эффектом.

ПРИНЦИП МАСКИРОВКИ ПРОТИВОТЕИЫО

Тень, таким образом, может играть очень серьезную роль в отношении понижения заметности.

Тень создает впечатление рельефа или глубины, и благодаря свету и тени можно заметить объемное тело даже тогда, *когда оно находится на фоне, цвет и строение которого полностью совпадают с цветом и строением тела.*

Это правило хорошо иллюстрирует фото *6,],* где белый пет;, х на открытом воздухе, освещенный обычным рассеянным светом с неба, сфотографирован на белом фоне. Вопреки тому, чего можно было бы ожидать, птица оказывается очень заметной. Спина выглядит светлее, а грудь темнее фона, хотя в действительности и спина, и грудь, и фон имеют чнсто белый цвет. Более или менее сходны с оттенком фона лишь те части поверхности птицы, которые, подобно самому фону, приблизительно вертикальны и поэтому освещены в такой же степени.

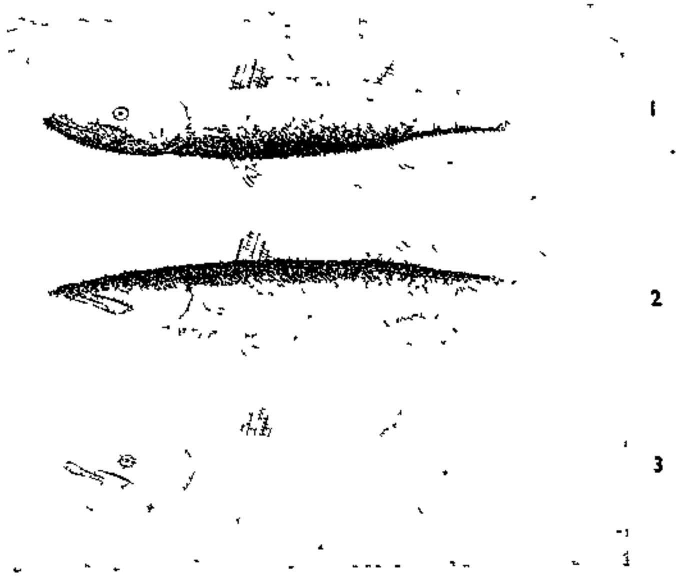
Если не осветить грудь и живот петуха, то невозможно *ш* скрыть выдающие его темные тона, ибо нельзя сделать белое- более белым. Но представим на мгновение, что птица окрашена не в белый, а в однотонный б}рый цвет и видна на фоне совер шенно того же оттенка. Она, конечно, была бы тогда столь же- заметной. Фактически она выглядела бы совершенно так же,, как белая птица на нашей фотографии, хотя и в более темном тоне. Но с помощью кисти и краски художник легко мог бы осветлить- нижние поверхности и затемнить спину переходящими друг в друга тонами так, чтобы точно уравновесить действие тени и света. Эта обработка противотенъю, при надлежащем применении, как в знаменитых моделях Тайера, сделала бы птицу почти совершенно незаметной даже на близком расстоянии. II вот на этом-то» принципе и основана укрытость многих животных в природе. Кисть природы наложила на шкуру и чешую, на перья и мех пигменты, более темные на спине и постепенно переходящие в более светлые на животе. Таким образом, сделан важный шаг на пути к скрадываншо формы — шаг, который подготовляет фогт для применения третьего важнейшего оптического принципа,, принципа расчленяющей окоаски, который будет рассмотрен ниже.

Теория маскировки с помощью противотени всегда 6}дет связана с именем Эббота X. Тайера, который первым постиг этот важный принцип и широко применил его к проблемам окраски животных. В своем важном открытии он был, однако, частично предупрежден Паультоном, показавшим пятьдесят лет назад, как впечатление округлости у куколок переливницы *Apatura iris*- скрадывалось присутствием белых пятен, которые способом, совершенно аналогичным мазкам кисти художника, нейтрализовали темные тона затененных поверхностей куколки, создававших зрительное впечатление округленности. Паультон писал: «Благодаря этому красивому и простому способу куколка, имеющая 8,5 *мм* в диаметре в ее самой толстой части, кажется- плоской и производит впечатление листа толщиной в ничтожную долю миллиметра» [495].

С помощью противотеней осуществляется система окрасог, прямо противоположная той, которой пользуется художник,, когда он пишет картину. Хороший художник — это наиболее ловкий из всех иллюзионистов. С помощью красок ои может создать на плоской поверхности не только впечатление- цветных предметов, но и впечатление глубины и расстояния, света и атмосферы, округленности и плотности. Замечательно, что в природе противотени производят противоположное действие- совершенно противоположными средствами. Художник, искусно- используя свет и тень, *создает на плоской поверхности иллюзию округленности.* Природа, наоборот, точным использованием.

противотеней *преображает в округленную поверхность мнимо плоскую.*

Благодаря наложению противотеней на поверхности, обычно обращенные к источнику света, и ослаблению окраски поверхностей, нормально находящихся в тени, использ\я соответствующее тонирование, можно устранить влияние рельефа, нарушить впечатление глубины и трехмерности пространства и превратить лредмет, будь то заяц или селедка, в *оптически пгоский.* Если



Р и с 1 Схема, объясняющая принцип противотени Тайера

1 — распределение света и тени у однородно окрашенного тела, освещенного сверху, *2* — внешний вид рыбы, в окраске которой выдержан принцип противотени при однородном освещении, *3*—то же при освещении сверх)

при этом животное рассматривается на фоне одинаковой с ним «краски, то оно ускользнет от обнаружения и станет совершенно незаметным уже на близком расстоянии, ибо весь контур и поверхность животного сольются с фоном. По словам Тайера [614], скрадывающая градация света и тени «должна сделать истинную поверхность животного нераспознаваемой в качестве поверхности какого-то предмета или предметов переднего плана, находящихся перед основным фоном, эта истинная поверхность должна походить на пустое пространство, сквозь которое виден фон».

Действие противотенп, превращающей живое существо в призрак, пожал}й, нигде не проявляется столь совершенно, как ̂ различных рыб. На фотографии Рейгарда [5381 видно, что серый морской карась *(Lutianus gnseus),* обитающий в водах над серо-белыми песками у островов Тортугас, благодаря реализации этого принципа кажется совершенно плоским, эта рыба, таким образом, является поразительным примером окраски хищника, приспособленного для внезапного нападения. Его жертвой являет ся атеринка *Atherina laticeps,* планктоноядный вид, который, по Рейгард}, не питается и не прячется среди рифов, но плавает над песчаным дном, где кажется почти незаметным, в особенности сниз>. Я привед\ стгед}ющую цитату из Рейгарда, чтобы показать действенность покровительственной окраски этой рыбы. «Этот вид был сфотографирован в его естественной обстановке. Хотя фотографии были превосходны, но рыбы были столь незаметны, что отсутствие контрастности на фотографиях сделало нецелесообразным их приложение, так как они ровным счетом ничего не показали бы».

Тот же принцип хорошо иллюстрируется фотографией большой лесной антилопы *(Tragelapkus scnptus)* (см. фото 6, *2).* Уже на близком расстоянии от этого животного \трачивается всякое впечатление объемности, этот эффект усиливается белыми отметинами на боках, которые напоминают блики солнечного света и отвлекают взор наблюдателя от оптически плоской поверхности тела на ниже лежащие блики.

Окраска шк>ры зайца также переходит постепенно из темной сверху в светл}ю сниз>. Когда он неподвижно сидит в поле, прижав длинные уши к спине, его довольно трудно обнаружить. Но посмотрим, что получается, если заяц \бит и лежит на боку или спине. Теперь компенсирующее действие света и тени на темных и светлых поверхностях перевернуто. Оптическая иллюзия разрушена, и мертвый заяц настолько же заметен, насколько незаметен живой.

ПРОТИВОТЕНЬ, ОБРАЗУЕМАЯ СЛИВАЮЩИМСЯ РИСУНКОМ

Противотень, рассмотренная нами выше, создается переходами оттенков окраски. Моттрам [424] выдвинул и обосновал пcложение, что такое же действие оказывают и некоторые *рисунки* на поверхности гела животного, если они слились в единое целое бле-1 одаря дальности расстояния. Если рисунок, состоящий из чередующихся белых и черных пятен (квадратных, линейных или круглых), рассматривать с возрастающих расстояний, то, начиная с известного пункта, отдельные пятна j-же перестают быть заметными они сливаются, образуя однородный серый тон. Если, на таком рисунке увеличивается пли уменьшается отношение

черного к белому, то серый тон на расстоянии слияния получится более темным или более светлым. Таким njieM можно получить любую интенсивность окраски, от белой до черной.

Далее оказывается, что если пропорция черного и белого меняется на разных частях рисунка, то на далеком расстоянии глаз увидит разные оттенки серого цвета. Этот принцип, используется каждым художником при рисовании пером. Этот же принцип лежит и в основе типографской репродукции сеткой, которая

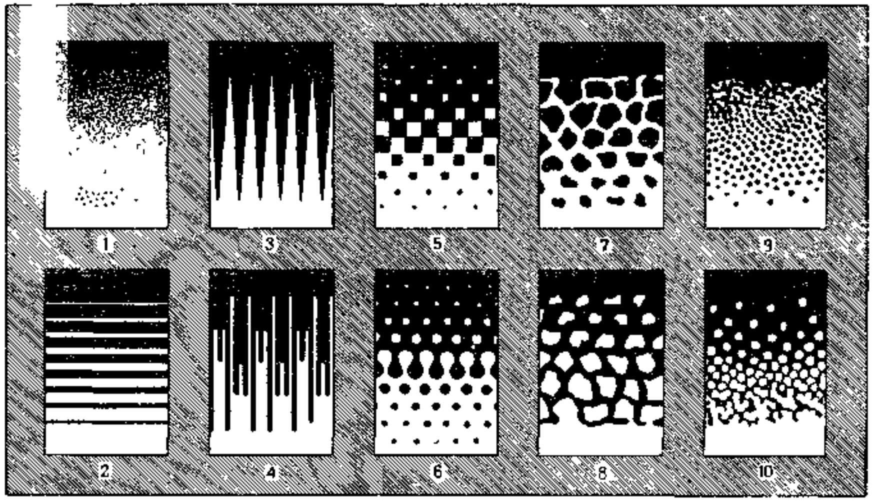


Рис. 2. Типы рисунков, создающих на известном расстоянии эффект, сходный с эффектом обычной противотени.

построена на сочетании черных и белых пятен, относительный размер которых и создает на расстоянии слияния нужную художественную иллюзию. Различные способы, которыми художник или типограф создают постепенный переход серого цвета в черный или белый, показаны па рис. 2.

Все десять изображенных здесь схем сходны в том, что на расстоянии, на котором происходит слияние, получается переход от черного наверху к белому внизу. Но в каждом случае эффект достигается различным расположением белых элементов. Мы видим на 10 схемах-рисунках следующие изменения: постепенное изменение тона *(1)*; *горизонтальные* черные полосы становятся постепенно более узкими *(2)*; *вертикальные* черные полосы постепенно суживаются книзу (3); *вертикальные* черные полосы книзу уменьшаются в числе *(4)*; равномерно распределенные *черные* пятна постепенно *умепоыаются* (5 и *7)*; равномерно распределенные *белые* пятна

становятся *более крупными (6* и *8)*; *черные* пятна одинаковых размеров располагаются все реже *(9)*; *белые* пятна одинаковых размеров располагаются все гуще *(10)*.

Моттрам применил этот принцип при из}чении пятнистости животных и указал, что явление скрадывающего затенения может создаваться такими пятнами, и действительно в некоторых случаях создается ими, а не более обычным способом постепенного изменения основной окраски, как его понимал Тайер. В качестве примера он приводит зебру Гранта *(Equus burchelli granti)*, окраска которой состоит из черных полос на белом фоне, лишенном противотени, причем тона везде одинаковы. Но на спине и других поверхностях, получающих полное освещение, черные полосы широкие, а на животе и нижних частях, находящихся в тени, эти полосы узкие, тогда как на боках они имеют промежуточен) ширину. Это расположение, по существу соответствующее схеме *3* на рис. 2, производит на некотором расстоянии тот же эффект, что и противотень у животных, не .имеющих пятнистости, например у осла. Сходною картину мы видим у виверры *Hemigale hardwicki*, которая имеет ряд широких темных седлообразных, суживающихся на боках, полос поперек спины, а также у антилопы *Cephalophus doriae* и тасманийского сумчатого *волка (Thylacinuscyanocephalus)*. В других-случаях, например у полосдтой гиены *(Hyaena hyaena)*, полосы на спине увеличиваются в числе и расширяются соответственно схеме *4* на рис. 2.

Многие другие животные обладают иными типами окраски, дающими на расстоянии сходные результаты. Так, например] в окраске гепарда *(Cynaelurus j'ubatus)* почти отсутствует проти' вотень, но это компенсируется черными пятнами, которые располагаются гуще на спине и реже на брюшной поверхности, что соответствует схеме *9* на рис. 2. Окраска виверровой кошки *(Felis viverrina)* иллюстрирует этот же принцип. Здесь спинные полосы превращаются на боках в пятна, которые становятся все более редкими книзу. Сходные постепенные переходы наблюдаются в расположении пятен у сервала *(Felis serval)*.

У леопардовой кошки *(Felis bengalensis)*, у генетты *(Genetta tigrina)* и у близких к ней видов тот же эффект противотени создается на некотором расстоянии благодаря темным пятнам, крупным на спине, постепенно уменьшающимся на боках и исчезающим на поверхностях нижних частей тела (рис. 2, *7)*.

Сходный результат может быть достигнут также с помощью других весьма разнообразных рисунков. У обыкновенной цесарки *(Numida meleagris)*, например, светлые пятна на темном фоне заменяют темные пятна на светлом фоне. Но и здесь, в согласии с тем же оптическим принципом, они малы на спине и становятся крупнее к брюшной поверхности, соответствуя схеме *8* на рис. 2. псе эти окраски имеют одну существенную общую черту:

при переходе от спинной поверхности к брюшной уменьшается темная площадь и увеличивается светлая. И таким путем на расстоянии, достаточном для слияния пятен, каждый тип рисунка создает эквивалент противотени.

ФУНКЦИЯ СКРАДЫВАЮЩЕГО ЗАТЕНЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ

Противотень — важнейший принцип окраски животных — широко распространена в природе. Она развивалась сходным путем у многих систематически далеких групп животных, у преследователей и преследуемых, на суше и на море. Она составляет основу, которая реализуется и в пятнах леопарда, и в полосах тигра, и в рисунках шкуры менее крупных хищников — сервала и оцелота, циветты и виверры, шакала и гиены. Она свойственна окраске почти всех грызунов, в том числе вискачи, песчанок, тушканчиков, морских свинок, зайцев, агути и многих других. Она характерна для одеяния антилоп, ослов, оленей и других копытных. Она широко распространена среди сумчатых, что можно видеть по окраске тасманийского сумчатого волка, опоссума, кенгуру и других. Противотень образует фон, на котором располагаются причудливые и тонкие узоры окрасок, носимых чекканами, малиновками, коньками, вальдшнепом, дрофами и бесчисленными другими видами птиц. Противотень — основа одеяния большинства змей, ящериц и амфибий. Среди насекомых она достигает высокой степени совершенства у разных гусениц и прямокрылых. То же относится и к головоногим, например каракатице, у которой, как недавно показал Холмс, противотень может даже перемещаться для маскировки при разных положениях тела.

Однако своего наибольшего развития и значения противотень достигает в реках и поверхностных водах морей. У активных пелагических рыб, принадлежащих ко многим систематически далеким группам, у различных морских змей *(Hydrophidae)* и у китообразных *(Cetacea)* такое расположение пигмента образует основу всей системы окраски. У большинства океанических форм, например у голубой акулы *(Carcharinus lamia),* макреловой акулы *(Isurus oxyrhynchus),* альбакора *(Neotkunnus albacora),* тунца *(Thunnus thynnus),* барракуды *(Sphyraena barracuda),* тарпуна *(Megalops atlanticus),* летающей рыбы *(Exocoetus volitans),* дорша *(Merluccius vulgaris),* сельди *(Clupea harengus)* и дельфина *(Delphinus delphis),* маскировка достигается противотенью на фоне сплошной синей, зеленой или серой окраски, более или менее лишенной рисунка. Но другие рыбы, например скумбрия *(Scomber scombrus),* испанская макрель *(Scomberomorus maculatus), Rachycentron canadnm,* лоцман *(Naucrates ductor),* и некоторые морские змеи, как *Enhydrina valakadien,* имеют рисунки

из продольных и поперечных полос, пятен, или точек, наложенных на фон скрадывающего затенения. При пестром и ярко расцвеченном окружении, среди коралловых рифов, скрадывающее затенение также образует основной фон, на который обычно налагаются рисунки, в свою очередь противозатененные. «Противотень,— говорит Лонгли [340],— почти всегда имеется у рыб, живущих среди рифов, и ее отсутствие или относительно слабая выраженность, повидимому, определенно связаны с каким-либо особым образом жизни или своеобразием формы*. Далее, в пресных водах это явление почти универсально, встречаясь, например, у форели *(Salmo trutta),* ельца *(Leuciscus leuciscus),* плотвы *(L. rutilus),* окуня *(Perca fluviatilis),* леща *(Abramis brama),* щуки *(Esox lucius)* и многих других видов.

Каков эффект таких схем окраски и какова их ценность? Ответ на первый вопрос совершенно ясен. Нельзя оспаривать, что они дают их обладателям известную степень невидимости. Этот факт ни в коем случае не является научным открытием, он был известен рыбакам н морякам с незапамятных времен.

До появления работ Тайера оставались неизвестными лишь принципы, от которых зависит незаметность таких рыб. Как мы видели, незаметность этих форм при взгляде сбоку обусловлена противотенью. При благоприятных обстоятельствах они совершенно сливаются со своим водным фоном. Но темная спина и серебристое брюхо, столь характерные для плавающих в поверхностных слоях воды морских и многих пресноводных рыб, снижают заметность и в другом отношении, а именно при разглядывании их хищником или жертвой сверху или снизу. Спину разглядеть трудно, так как она сливается с окраской океана, кажущегося сверху темносерым, свинцовым или темносиним; спина может сливаться также с грязно-бурыми или оливковыми тонами речного дна, и интересно отметить, что окраска спины часто хорошо гармонирует с преобладающим тоном среды; так, чернобурая спина сельди *(Clupea harengus)* практически незаметна сверху в бореальных водах; у барракуды *(Sphyraena barracuda)* с атлантических берегов тропической Америки верхние части тела одеты в темнозеленый цвет; летучая рыба *(Exocoetus volitans),* лоцман *(Naucrates ductor)* и молодь макрелещуки *(Scombresox)* имеют яркосинюю окраску спины, типичную для тропических пелагических форм, плавающих близ поверхности моря; тогда как в более илистых, менее прозрачных водах рек металлические оттенки морских форм замещаются общеизвестными оливковыми и бурыми тонами, свойственными окраске верхних частей тела многих пресноводных рыб, например форели, щуки или окуня. С другой стороны, если эти формы рассматривать снизу, то глаз наблюдателя с таким же трудом заметит

серебристый блеск брюха, перламутровая поверхность которого по виду чрезвычайно близка к светлому фону неба или поверхности воды.

Что касается второго вопроса — ценности скрадывающей окраски в природе, то он еще требует дальнейших наблюдений и экспериментальной проверки. В случаях, подобных вышеописанным, окраска кажется хорошо приспособленной к условиям существования; поэтому у многих авторов имелась склонность принимать априорно, что покровительственная окраска благоприятствует рыбе либо при спасении от врага, либо при приближении к добыче. Это некритическое отношение побудило многих исследователей недооценивать или оспаривать любое объяснение противотени с точки зрения адаптации. Дальнейшее рассмотрение этого важного вопроса будет произведено в следующей главе.

Некоторые факты, косвенно свидетельств}ющие о приспособительном значении противотени, будут разобраны ниже.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПРОТНВОТЕНЬЮ II БИОЛОГИЕЙ

Приложимость принципа Тайера к окраске позвоночных, и особенно рыб, столь универсальна, что исключения относительно редки, и в этих случаях отсутствие противотени обычно можно приписать какой-либо особенности формы или образа жизни: например, если тело сильно уплощено и поэтому требует лишь слабой противотени, или если оно видно при таких \словиях освещения, которые нормально не создают рельефности, или, наконец, если нормальный образ ЖИЗНИ вида резко уклоняется от поведения его сородичей. Во всех этих случаях сильная противотень окажется либо излишней, либо вредной.

Противотень и **ее связь** с **формой.** Некоторые уклонения в распределении основного пигмента обнаруживаются у разных, систематически далеких родов рыб, с плоским, сжатым с боков телом, как солнечник *(Zeus,* сем. *Zeidae), Chaetodipterus (Ilarchidae), Scatophagus (Scatophagidae),* щетинозуб *(Ckaetodon, Chaetodonlidae),* морская летучая мышь *(Platax, Platacidae), Zanclus(Zanclidae)* и *Pterophyllum (Çichlidae).* Бока этих рыб почти отвесны, и наблюдатель замечает лишь слабую выпуклость. Рыбам этого типа сильная противотень приносила бы только вред, и замечательно, что такие формы имеют лишь слабую противотень.

Противотень и ее свячь **со средой.** Противотень бывает выражена в различной степени, и эти различия можно объяснить условиями освещения, а следовательно и внешним видом животного, в различных средах. Например, многие рыбы, подобно морскому карасю *Priaeanthus cruentatus,* живущие обычно в условиях слабого освещения, имеют лишь слабую противотень [340]. Далее, контраст между верхней и нижней поверхностями невелик у пустынных животных, которые освещаются снизу светом, отражающимся от песка. Контраст этот невелик и у животных, обитающих в тенистых лесах, где свет рассеян и слаб и где, следовательно, различие в освещенности верхних и нижних поверхностей невелико. В глубинах моря рыбы и другие животные, обитающие за пределами проникновения света, вовсе не имеют противотени. С другой стороны, контраст между окраской спинной и брюшной сторон достигает наибольшей степени у рыб, плавающих у поверхности, и у наземных животных, живущих на темной почве под открытым небом, например у многих оленей, антилоп и грьтнов, обитающих на открытых равнинах.

Противотень и ее связь с **образом** жизни. Примеры рыб, которые не имеют противотени и кажутся исключениями из правила Тайера, при ближайшем рассмотрении столь же убедительно свидетельствуют в пользу этого принципа, как и примеры, непосредственно подтверждающие его. Рыба-ггрилипало *(Echenels naucrates)* имеет обыкновение прикрепляться присоской, находящейся на голове, к различным частям гела крупных рыб. В силу этого она может оказаться повернутой кверху любой стороной своего тела, и, как показал Лонгли [340], отсутствие противотени у прилипала связано с тем фактом, что рыба не сохраняет постоянного положения по отношению к источнику света.

Этот же автор приводит пример рыбы *Fierasfer,* проводящей большую часть жизни, укрывшись в клоаке крупных голотурий на рифовых плато; эта рыба, подобно многим пещерным животным, не только не имеет противотени, но утратила и наружный пигмент. Сходное положение наблюдается у бесцветного краба *Pinnotheres,* живущего в мантийной полости устриц. Наконец, противотень, как и цветной рисунок, как правило, отсутствует у глубоководных морских форм, живущих в вечной тьме абиссальной зоны.

Противотень и ее связь с положением тела. Еще более замечательные исключения представляют собой разные животные, у которых «противотень перевернута», т. е. спина светлая, а брюхо окрашено в темный цвет. Такая перевернутость тонов обнаруживается у живущей в Ниле рыбы *Synodontis batensoda,* которая имеет своеобразную привычку плавать брюхом вверх — «положение, несвойственное ни одной другой рыбе, если только она не больна или мертва» [446]. У пелагического моллюска *Glaucus atlanticus*

«перевернутая» окраска также связана с перевернутым положением тела. Сходные уклонения имеют место у разных пауков, например у представителей семейства *Linyphiidae*, которые подвешиваются на паутине брюшной поверхностью вверх. Очень интересно отметить, что то же перевертывание противотени широко распространено у гусениц, например у *Automeris io* u *Tropaea Luna,* обычно питающихся или отдыхающих вверх брюшком.

Прекрасным примером этого являются гусеницы глазчатого бражника *(Smerinthus ocellatus).* Находясь среди листьев ивы, своего кормового растения, они держатся в перевернутом положении, часто придерживаясь за ветку только задними парами кожек, со спиной, обращенной вниз. В таком положении нижняя часть тела в полной мере освещена сверху, тогда как спина находится в тени. Гусеницы имеют прекрасно развитую противотень: светлая яблочно-зеленая окраска спины переходит на боках и внизу в темную серовато-зеленую окраску. Эта перевернутая противотень, в сочетании с перевернутым положением, так хорошо скрывает гусеницу, что теряется всякое впечатление объемности. Иллюзия дополняется рисунком, имитир}ющим свет и тени на боковых жилках листа. Эта система маскировки столь действенна, что при поисках гусениц их местопребывание гораздо легче обнаружить по объеденным листьям, чем по самим гусеницам, которые могут быть обнаружены скорее на ощупь, чем глазами. Пытаясь передать зрительное впечатление от этих гусениц тем, кто не видел их в природных условиях, я зарисовал гусеницу в двух положениях на ветке ее кормового растения (рис. 3). В первом случае *(А)* гусеница находится в обычной позе, спиной вниз, а во втором *(Б)—* спиной вверх, что для нее совершенно неестественно. Во втором случае гусеница рельефно выделяется, что подчеркивается сочетанием освещения сверху и противогени, неправильной при таком освещении; ее объемность резко [контрастирует с плоскими листьями. В первом случае, папротиг, создается впечатление плоского предмета.

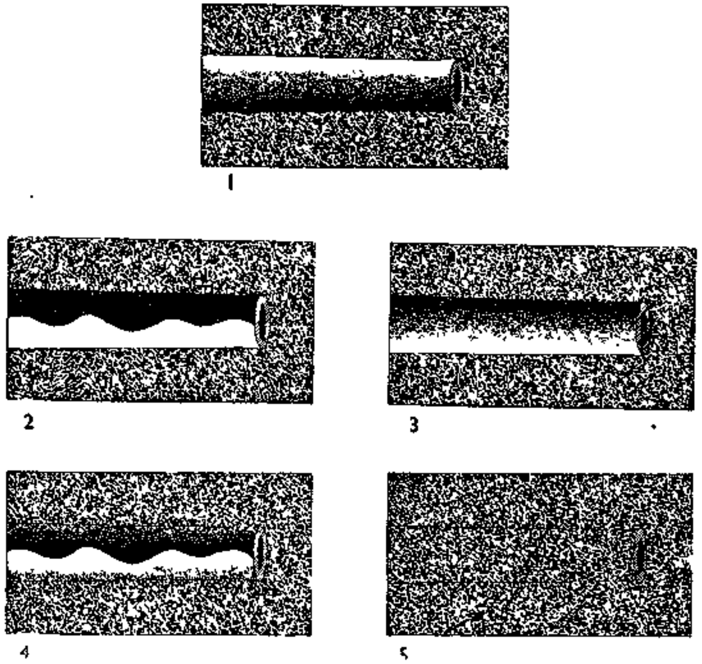
Много поразительных примеров противотени описано Сюффертом [593] в его подробном исследовании покровительственной окраски гусениц и куколок бабочек. Так, он показал, что иногда, когда нормальное положение покоя перепендикулярно к поверхности земли, например у гусениц и куколок переливницы *(Apatura iris),* противотень проходит по длинной оси тела. У гусеницы, которая держится головой вверх, передний конец тела сильно затенен, тогда как у куколки, висящей головой вниз, затенен задний конец. Сюфферт показал также, что в некоторых случаях, например у гусеницы желтушки *Colias edusa,* принимаемое положение зависит от направления падающего света. Так, если освещать его снизу отраженным светом, то насекомое держится под ветвью кормового растения, а не над, нею. Опыты с гусеницами крушинницы *[Gonopteryx rhamni)* показали, что такая реакция обусловлена восприятием света чувствительными органами ксжи на всей поверхности тела.

Рис. 3. Гусеница глазчатого бражника (*Smerinthus ocellatus*): *А* — в нормальном положении, выявляющем скрадывающее действие противотени; *Б* — в необычном положении, которое подчеркивает рельеф и объемность тела

Этот же автор описывает тип противотени при котором две* области тела, разделенные светлым контрастным элементом, противозатеняются порознь. Это оптическое средство как бы разделяет тело на две плоские поверхности, сходящиеся под углом. Такую картину мы встречаем, например, у гусеницы и особенно у куколки желтушки *Colias edusa.* Мы можем отметить здесь, что тот же принцип разделения на две поверхности лежит в основе замечательной, имитирующей лист, окраски жабы *Bufo supercilians,* описанной в гл. 20.

В заключение сделаем мимоходом замечание по поводу «перевернутой» окраски, не связанной с перевернутым положением. При таких обстоятельствах окраска будет скорее подчеркивать рельеф животного, чем маскировать его. И замечательно, что» такое явление наблюдается, например, у скунсов, зорилл и барсуков, причем имеются достаточные основания полагать (каь будет показано в другой главе), что этим видам не н^жна маскировка и, наоборот, выгодна демонстрация.

Прикладное значение принципа щютивотени. Ыногле принципы, на которых основаны приспособления животных к защите и Етпадению, имеют приложение в военной технике. II противотень в



Р и с. 1 Принцип скрадывающей противотени в применении к орудиям:

1 — вид ствола орудия при освещении сверху; *2* и *3* — варианты маскировочной окраски; *4* и *5* — вид ствола при сочетании освещения сверху и маскировочной окраски. (*2* и *4* — неудачная окраска, *3* и *5* — правильная маскировочная окраска)

этом отношении не исключение. Условия освещения, определяющие заметность гусеницы или змеи, сходны с условиями освещения, обусловливающими заметность орудия или торпеды *даже на фоне, имеющем точно такую же окраску.* Поэтому округлые предметы должны быть окрашены так, чтобы тонирование окраски уничтожало рельефность. Недавно опубликованные фотографии «камуфлированных» орудий береговой обороны вскрыли полное неумение применить подходящ}ю систему окрасок. Более того, тип маскировочной окраски, излюбленный авторитетами, полностью бьет мимо цели, как можно видеть на рис. 4.

Самолеты в некоторых отношениях аналогичны рыбам, плавающим в поверхностных слоях моря. Такие животные, будучи темно-

синими сверху и серебристо-белыми с брюшной стороны, относительно трудно заметны как при разглядывании сверху на фоне воды, так и при разглядывании снизу на фоне неба. Самолеты дневной авиации следовало бы окрашивать по сходным принципам: сниз\—самая блестящая белая краска, ибо этот цвет ближе всего к светлому фону неба; сверху—более темная краска, рассчитанная на гармонию с фоном земли при разглядывании сверху. Напротив, ночные бомбардировщики долж. ны быть окрашены снизу совершенно матовой черной краской· Самолет, окрашенный таким образом, в ясную ночь будет невидим с земли, а в луче прожектора отразит вниз относительно мало л\чей.

Глава 4

РАСЧЛЕНЯЮЩАЯ ОКРАСКА

Мы переходим теперь, может быть, к наиболее важной и определенно наиболее интересной категории принципов, относящихся к маскировке, а именно к тому типу камуфляжа, который стал широко известен с начала войны и который следует называть «расчленяющей окраской».

Из предыдущих глав ясно, что в идеальных условиях совпадающая с фоном окраска, в сочетании с противотенью, обеспечивает абсолютную невидимость на одноцветном фоне даже на близком расстоянии. Но в природе, как и на войне, условия редко бывают идеальными и никогда не остаются надолго такими, так как они изменчивы. Большинство животных, как и большинство боевых машин, подвижны и при движении постоянно меняют фон, который и сам по себе очень редко однороден по окраске и рисунку. Кроме того, свет, падающий на животное, постоянно меняет цвет, интенсивность и направление.

Поэтому, даже при наиболее совершенной гармонии окрасок и противотени, мы все же должны считаться с тем, что однородно окрашенное животное бросится в глаза как сплошное одноцветное пятно, более или менее резко выступающее на фоне темных, светлых или разнородно окрашенных предметов своего окружения. Именно эта *непрерывность поверхности, сочетающаяся со специфическим контуром или очертаниями,* и позволяет нам распознать предмет, с формой которого мы знакомы. Таким образом, для действительной маскировки *необходимо нарушить впечатление формы.* Эта задача и разрешается, иногда чрезвычайно успешно, применением оптических принципов, связанных с использованием *рисунка.*

ЗНАЧЕНИЕ РАСЧЛЕНЯЮЩЕЙ ОКРАСКИ

Функция расчленяющего рисунка многих животных, например жираф и ягуаров, анаконд и игуан, коньков и куликов, многих лягушек, кузнечиков, бабочек и богомолов, заключается в том, чтобы предупредить опознавание предмета или как можно долее задержать это опознавание. Успех при этом зависит не только от оптических, но и от психологических причин. Если поверхность рыбы — или завода — покрыта неправильными пятнами контрастных цветов и оттенков, то оти пятна *привлекают*

взор наблюдателя и отвлекают его внимание от предмета, который несет ?ту расцветку. Расцветка может сама по себе быть очень заметной, но так как она противоречит форме, на которую нанесена, то приковывает к себе внимание и кажется частью окружающего.

Даже простейшие расчленяющие расцветки затрудняют распознавание и таким образом способствуют маскировке. В своем наиболее элементарном виде это правило хорошо выражено в окраске некоторых тропических лягушек и жаб. Так, например, восточноафриканская *Rana adspersa,* крупная лягушка, основная расцветка которой состоит из мазков блеклого землисто-бурого и оливково-зеленого цветов, несет вдоль середины спины яркую желтую полоску, тянущуюся от морды (см. фото 7, *1).* Однако вместо того, чтобы привлекать внимание к животному, эта полоса оказывает совершенно противоположное действие. Прежде всего резко выделяется и бросается в глаза желтая линия, которая сама по себе напоминает случайному взору вовсе не животное, а скорее ветку или стебель травы. Затем, создавая резкий цветовой эффект, эта полоса, в силу контраста, скрадывает менее резкие полутона, которыми реальная форма лягушки отличается от ее окружения. Далее она разделяет форму лягушки пополам, так что глаза врага видят лишь конфигурацию дв}х половинок лягушки, а их вид настолько отличается от вида целой лягушки, что мозг обладателя этих глаз обычно не соединяет обе половинки вместе и не распознает животное.

Аналогичная система маскировки существует у бесчисленного множества животных всякого рода: вспоминаются полосы на спине разных саранчевых и кузнечиков (рис. 23, 24), среди птиц — ржаво-желтые спинные полосы гаршнепа *(Limnocryptes gallinula),* светлые полосы на голове обыкновенного бекаса, на оперении вальдшнепа и крыльях авдотки. Чрезвычайно интересным примером, красиво иллюстрирующим простейшую форму того же принципа, является похожий на цветок богомол *Hymenopus Ысогnis,* наблюдавшийся на Малайском полуострове Аннандалем [7]. Тело этого замечательного насекомого, окрашенное в бледнорозовые и белые топа, оптически расчленено на две части яркой поперечной полосой густозеленого цвета на груди. Как указывает Анг.андаль, на соцветии *Melastoma polyanthum* насекомое делится этой полосой на две части, которые кажутся не имеющими друг с другом никакой связи, — факт особенно многозначительный, если учесть, что все насекомое обычно крупнее цветка.

Разделено ли тело оптически посредством сильно выделяющихся пятен подходящего цвета, подобно тому, как ото было описано выше, или нет, но обычно расчленяющая расцветка распространяется в виде неправильных пятен покровительственных тонов на всю поверхность тела или же на такие части его, которые

обычно находятся на виду. Прекрасными примерами общей расчленяющей окраски являются желтые с черным яйца чибиса (см. фото *11,2)* и южноамериканская рогатая лягушка *[Ceratophrys-cornuta)* (см. фото *1,2),* с ее удивительным камуфляжем, создаваемым золотыми, зелеными и бурыми тонами.

РАСЧЛЕНЯЮЩИЕ РАСЦВЕТКИ II ЧАСТИЧНОЕ СЛИЯНИЕ С ФОНОМ

Успех приспособлений, относящихся к категории расчленяющих расцветок, зависит от ряда оптических закономерностей, которые мы теперь должны рассмотреть несколько более подробно. Если животное видно на неоднородном фоне, можно сказать с большой долей вероятности, что любой рисунок темных или светлых тонов будет в какой-то мере мешать его обнаружению, нарушая в большей или меньшей степени его видим} к/ форму. Но-не следует дз'мать, что любые узоры окраски, цвега или расположение контрастирующих оттенков будут действительно' способствовать маскировке. Для получения действенных результатов и цвета, и контрасты тонов, и расположение рисунка должны соответствовать определенным оптическим принципам. Несложное исследование показывает, что некоторые степени контраста и некоторые расположения рисунка более эффективны для целей маскировки и скрадывания. Чрезвычайно интересно и показательно, что именно те способы нарушения формы, которые-по теоретическим причинам кажутся наиболее пригодными для эгой цели, как раз и встречаются в окраске бесчисленных животных, пользующихся ими для обеспечения себе безопасности или успешной охоты.

Прежде всего, действенность расчленяющего рисунка сильно повышается, если некоторые из его компонентов близко сходны с фоном, тогда как другие резко выделяются на нем. При этих условиях, *благодаря контрасту одних цветов и совпадению других, некоторые части предмета совершенно исчезают, тогда как другие отчетливо выступают.* И следует отметить, что форма последних, которую только и можно различить, такова, что невозможно установить, к чему эти части относятся.

Закономерность иллюстрируется простыми схемами на рис. 5, где на различном фоне изображен ряд форм — рыба, яйцо и бабочка. Эти формы, имея одноцветную окраску без всякого рисунка, так, как они изображены в первом (по вертикали) ряду, опознаются очень легко. Будучи одеты в расчленяющую расцветку, они становятся менее легко распознаваемыми, даже находясь на таком фоне, на котором они ясно выступают, как это изображено во втором ряду. Но если фоп совпадает с одним из элементов расцветки и поглошает его, как это изображе-

но в третъем и четвертом рядах, то трудность распознавания сильно возрастает, и в результате глаз наблюдателя может распознать предмет лишь с запозданием или вообще не может сделать этого. Пяденицы *Xanthorkoe fluctuata* и *Packys stratana* (см. фото 8, *1)* иллюстрируют действие этого принципа расчленяющего слияния.

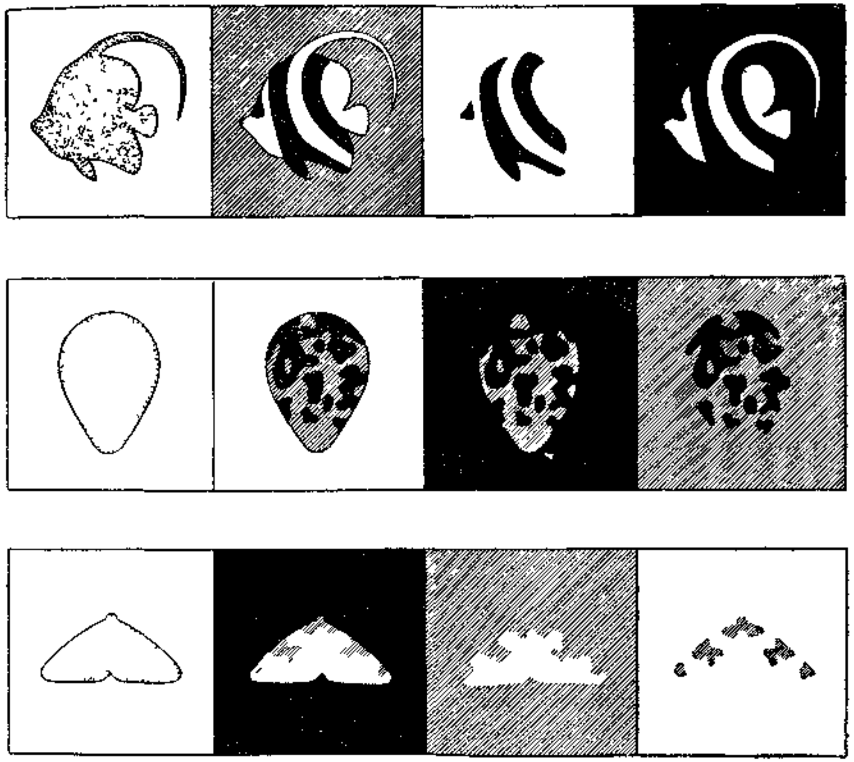


Рис 5 Схемы, иллюстрирующие принцип действия расчленяющих рисунков.

Нам, следовательно, нужно уяснить, что диапазон цветов, встречающихся в окраске животных, должен, как правило, совпадать с окраской среды, в которой животное обитает. Теоретическое значение этого положения очевидно. В других частях этой книги приведено много случаев применения этого принципа в природе у животных самых разных видов, хорошо знакомых каждому натуралисту. Но здесь нам нужно разобрать одно возражение, а именно: критически окрашенное животное часто видно на фоне, с которым его окраска не гармонирует, и при желании

можно найти такой фон, который окажется покровительственным для любого животного. Критики, выдвигающие это возражение, упускают из вида тот основной факт, что фон, котором} соответствуют различные криптические животные, и есть именно тот фон, на котором они нормально отдыхают или проводят тот период своей жизни, когда покровительственная окраска особенно необходима, например фон места дневного отдыха ночных бабочек и места расположения гнезд у птиц, гнездящихся на земле. Множество данных такого рода 6}дет приведено ниже. Никакая окраска не может спрятать вальдшнепа при его перелете над морем, однако в это время он полагается не на покровительственную окраску, а на быстроту полета или покров темноты. С другой стороны, в продолжение недель, когда он в лесу насиживает и выводит свое потомство, невидимость ему жизненно необходима, и его окраска лучше всего приспоблена для маскировки именно в том окружении, которое он избирает для гнездования.

ТОНА РАСЧЛЕНЯЮЩЕЙ РАСЦВЕТКИ И ПРИНЦИП НАИБОЛЬШЕГО РАСЧЛЕНЯЮЩЕГО КОНТРАСТА

Нам предстоит рассмотреть роль уже не цветов, а их сочетаний в рисунках, функция которых заключается в расчленении непрерывной поверхности. Мы видели, что действие расчленяющей расцветки заключается в разрывании непрерывной в действительности поверхности на некоторое число мнимо разобщенных поверхностей. Каждая такая отдельная поверхность воспринимается глазом как отдельный предмет, и ни один из этих предметов не напоминает форму тела, расчлененного на части находящимся на нем рисунком; наоборот, этот рисунок должен противоречить форме тела, которое он маскирует.

И эта иллюзорная внешность, это противоречие с действительной формой очень усиливаются *резко контрастными сочетаниями красок.*

В общем, наиболее действенны очень светлые узоры на темном предмете и очень темные узоры на светлом. По этому же принципу занавеска на окне мешает случайному прохожему заглянуть внутрь комнаты. Если посмотретг. на занавешенное окно, то взгляд падает на занавеску и задерживается на ней, причем эта светлая занавеска, контрастируя с относительно темной внутренностью комнаты, мешает увидеть, что же происходит за ней. Не следует думать, что такая занавеска преграждает дорогу взгляду, подобно непрозрачной ширме. Детали внутри комнаты открыты взору, хотя их и нельзя увидеть ясно. То, что занавеска действует именно таким образом, просто отвлекая глаз, а не как сплошная непрозрачная ширма, действительно непроницаемая для взгляда, доказать очень легко: достаточно окрасить занавесу в черный цвет, и она сраз} станет почти бесполезной в качестве оптического барьера по отношению к наблюдателю, находящем}ся снаружи. Но такая черная занавеска помешает находящимся внутри комнаты смотреть нарлжу. Это изменение действия обусловлено той же причиной, в силу которой эффективна белая занавеска, а именно — *контрастом окраски занавески и остального поля зрения за ней.* Черная занавеска воспринимается изнутри как черная ширма, своим силуэтом закрывающая ярко освещенный внешний мир. Из того, что было сказано, следует, что *белая* занавеска пригодна *днем,* чтобы избежать наблюдения снаружи, хотя она в то же время позволяет смотреть из комнаты наружу; *ночью,* когда комната освещается искусственным светом, а снаружи темно, для тех же целей необходима *черная* занавеска.

Я } помянул об этом потому, что эти общеизвестные факты подводят нас к важному правилу, лежащему в основе покровительственной окраски многих животных, к правилу, которое мы можем назвать принципом «наибольшего расчленяющего контраста».

Чем сильнее контраст в тоне между соседними элементами расцветки животного, тем сильнее будет расчленяющее действие. В общем (при 'условии, что вся. система окраски соответствует окружающей среде), можно сказать, что белые рисунки на темных животных, живущих в темном окружении (например, в лесах), и темные рисунки на светлых животных, живущих в светлом окружении (например, в пустынях), будут лучше всего расчленять непрерывность их поверхности, а также маскировать в силу контраста предательские полутона ее структуры и рельефа, И действительно, именно такие отметины или рисунки обычно обнаруживаются в подобных условиях среды. Чтобы обеспечить наибольший эффект, эти отвлекающие отметины или рисунки должны использоваться экономно по отношению ко всей поверхности тела, в противном случае они не выполнят своего назначения — помешать распознаванию путем привлечения внимания наблюдателя к ним самим, так, чтобы покровительственно окрашенные части животного остались незамеченными.

Упрощенные схемы на рис. 6 лучше иллюстрируют значение и действие максимальных расчленяющих контрастов, чем это могло бы сделать какое-либо словесное описание. В каждом ряду tхемы *соответствующие фигуры окрашены в тот же оттенок,* в который окращен и фон, черный — в верхнем ряду, белый — в среднем, серый — в нижнем. Фигуры ' во вторых по порядку рисунках каждого горизонтального ряда несут на себе расцветку: белую на черном фоне, черную на светлом и черную с белым на сером фоне.

Глядя с небольшого расстояния на эти рисунки, можно видеть, что яркие пятна весьма действенно отвлекают внимание от формы несущего их животного. Одной силой своей яркости, или черноты, или контрастности они господствуют в картине, вид! - мой глазом, производя впечатление нар}шения формы путем.

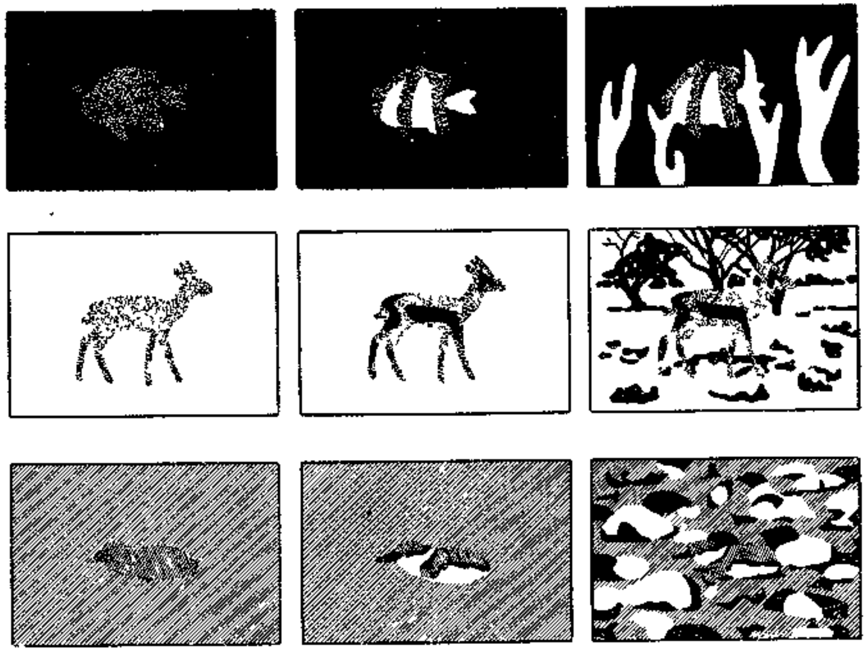


Рис. 6. Схемы, иллюстрирующие принцип максимального расчленяющего контраста.

сглаживания меньших контрастов между самими животными и одноцветным с ними фоном.

Третья фигура в каждом горизонтальном ряду иллюстрирует действие неоднородного окружения, еще более сглаживающего и стушевывающего контуры. Конечно, именно эти изображения ближе всего соответствуют впечатлению, производимому на глаз наблюдателя в естественных условиях. Всякий, кто поглядит на правый столбец *до того,* как увидит рисунки слева, безусловно оценит, насколько эти зрительные восприятия затрудняют распознавание.

Этот принцип используется в современной военной технике. Он был использован немцами во время первой мировой войны, когда они применили яркие пятна белого и черного цвета, чтобы

сделать незаметными при наблюдении с воздуха более слабые контрасты тонов, образуемые пологими боками камуфлирующих сверху экранов или крыш. Этот же принцип, конечно, особенно приложим при любых попытках снизить заметность крупных объектов всякого рода, например кораблей, танков, зданий и аэродромов. Основная задача камл флирующей окраски заключается в расчленении непрерывной поверхности посредством *резко контрастных тонов,* а не просто *различиями оттенков.* Последние имеют относительно малое значение, тогда как резкая контрастность чрез вычайно важна.

Многие из недавних попыток камуфлировать танки, броневики и крыши зданий с помощью окрашивания выявили почти совершенное непонимание многими лицами основного принципа — маскировки непрерывного контура и поверхности. Такая маскировка должна быть смелой и производиться уверенно, ибо на близком расстоянии окрашенные таким образом предметы кажутся вызывающе заметными. Но они окрашиваются для обмана не на близком расстоянии, а с дистанций, с которых действуют дальнобойные орудия и бомбардировщики. На этих дистанциях различия в оттенках простых пятен бурого, зеленого и серого цвета, обычно употребляемых для камуфлирования армейского транспорта, сливаются, сводя тем самым к нулю весь эффект и делая маскировку бесполезной.

В природе часто встречаются резкие расчленяющие контрасты, и нужно видеть их в естественных условиях, чтобы полностью оценить их удивительную эффективность.

Прекрасными примерами являются, в частности, расцветки жука *Lithinus nigrocristatus,* птенцов гагар и якан, древесных лягушек, например *Hyla leucophyllata* (рис. 17) с Амазонки и: *Megalixalus fornasinii* (рис. 16) с Замбези, расчленяюще окрашенные фазы .многих рыб, живущих среди рифов, например *Epinephelus striatus,* или на дне, например морского чорта *(Lophius piscatorius),* а также расцветка каракатицы *Sepia officinalis.* Эти расчленяющие расцветки мы обнаруживаем на черном воротнике галстушника и на черных щеках и груди обыкновенной камнешарки, причем рядом с черными пятнами расположены резко контрастирующие с ними белые, Обе эти птицы оказываются великолепно камуфлированными, если их наблюдать в естественных местообитаниях: галстушника среди прибрежного крупного гравия, а камнешарку среди вынесенных прибоем водорослей на скалистых берегах. Чрезвычайная действенность таких резко контрастных рисунков очень хорошо видна на фото 12,4,где изображены только что вылупившиеся птенцы вальдшнепа в своем естественном окружении в лесу.

Поразительным примером приложения принципа «занавеса» являются белые паутинные ленты, которыми различные пауки

украшают свои колесообразные сети. В этом случае, однако, их функция заключатся не в том, чтобы спрятать что-то за паутиной, а в том, чтобы скрыть что-то, находящееся на ней, а именно самого паука. Этот способ укрытия был подробно и тщательно исследован в полевых условиях Хингстоном [265]. Здесь мы отмстим следующее: во-первых, паутина почти невидима благодаря тонкости и прозрачности ее нитей; во-вторых, паук — единственный заметный предмет на не украшенной ничем сети. Поэтому белый зигзаг или спираль сразу отвлекают внимание врага, руководствующегося во время охоты зрением. Это и есть то, что Хингстон называет «отвлекающим средством». «Внимание врага, когда он летает перед паутиной, привлекается волнистой спиралью и отвлекается от местопребывания паука».

Чтобы выполнять свою функцию, отвлекающие ленты должны быть ьак можно более заметными, и примечательно, что на паутинах различных пауков, например *Cyelosa filiobliqua,* они представляют собой наиболее яркое пятно.

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ СОСЕДНИМИ ЭЛЕМЕНТАМИ РИСУНКА

Выше я пытался показать, что успех действия расчленяющего рисунка зависит от маскировки формы наложенной на нее расцветкой. Многие предметы, находящиеся в поле зрения, представляются глазу более или менее ясно расчлененными на отдельные пятна или куски, отличающиеся друг от друга по цвет}', тону, форме, размеру и структуре поверхности. Поэтому, если какой-либо предмет, например животное, несет на своей поверхности расцветку контрастных цветов и тонов, то они маскируют его действительную форму, заменяя ее несколькими бросающимися в гла-і за, но не существующими в действительности отдельными формами. Эти отдельные формы должны восприниматься как ряд различных предметов, ни один ич которых не должен напоминать тело, на которое наложена расцветка.

Эти иллюзорные впечатления лежат в основе всех существующих типов расчленяющей окраски. Мы видели, что расчленяющий эффект расцветки зависит, между прочим, от спектра примененных тонов. Другим важным фактором является их взаимное распределение по телу. Для выяснения этого вопроса целесооб разно сначала выяснить, каковы оптические признаки отдельных предметов, имеющих простую форму,— в противоположность сложным формам. Посмотрим на круглое облако, освещенное с одной стороны и одиноко плывущее по лазурному небу. Оно имеет освещенную и теневую сто роны. С одного края, обращенного к солнцу, оно окрашено в интенсивный чисто белый цвет, иногда с охристым или теплым розовым

оттенком, в зависимости от обстоятельств. С другого края оно имеет мягкую нейтральною серую окраску или мрачную и холодную лиловую. Нигде на облаке вы не увидите резких смен цвета или тона, за исключением его краев. Переход от светлых тонов к темным и от теплых оттенков к холодным постепенен и мягок. Нежные градации тонов, легкие переходы цвета — вот что характерно для простых округленных поверхностей, и по ним глаз замечает, а мозг постигает форму этих поверхностей.

Сравним с этим сложную систему к)чевых облаков. Здесь всюду видны внезапные переходы оттенков и тени при каждом изменении контура; здесь облака, как горы, громоздятся друг на др\га, и ближайшие тучи закрывают более далекие. По все, что мы сказали об облаках, относится и к любому скоплению предметов, с той разницей, что чем эти предметы плотнее, тем более они неправильны и тем более контрастна, спутана и сложна конфигурация, которую они представляют взору. Переходы окрасок более резки и более прерывисты; тени резче и глубже, а освещенные места в силу контраста кажутся еще более яркими.

С такими эффектами глаз наблюдателя сталкивается везде в природе: золотой луч солнечного света, отраженный изгибом травинки, бьет из окр}жающего сумрака затененной растительности и из еще более темных промежутков густой тени; упавший сухой лист, блестящий на лесной почве, кажется ярче всего там, где край его нависает над тещлой тенью, падающей от этого листа.

Серые пучки лишайника, одевающие нежной вуалью ствол дерева, расчленяют кору на тысячи неправильных и изменчивых участков света, тени и темноты. Мы видим то же в пустыне, на прибрежных скалах, на галечном берегу, среди разнообразных расцветок листвы и лиан, среди разветвлений деревьев и кораллов,— во всем разнообразии рисунков, представляемых разными объектами везде и всюду.

Я хочу подчеркнуть, что впечатление разорванной расцветки, создаваемое внезапными переходами цвета, резко контрастными переходами тонов и неправильными формами всякого рода,—• вот то свойство, которое нормально связывается в уме, в результате предыдущего опыта, скорее с кажущимся наличием множества предметов, чем с видом одного предмета простой формы. Отсюда следует, что наиболее действенными расчленяющими расцветками окажутся те, которые представят именно это кажущееся множество предметов глазам наблюдателя. В частности, максимальный эффект будет достигнут, если наиболее контрастные, тона расположены по соседству друг с другом, то есть когда переход от одного цвета к другому выражен резко, без переходных градаций или полутонов, которые могли бы сразу нарушить впечатление прерывистой поверхности.

Эти принципы ясно иллюстрируются рис. 7 и 8. Рис. 7 изображает путь, по которому можно прийти к расчленяющему рисунку того рода, с которым мы имеем дело на практике и который может образоваться через переходные стадии, каждая из них

Рис 7 Стадии образования расчленяющего рисунка, иллюстрирующие эффект резких контрастов тона между соседними элементами рисунка

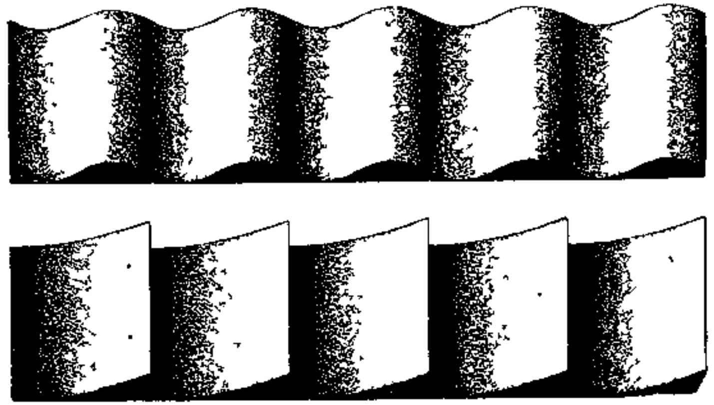


Рис 8 Схемы иллюстрирующие расчленяющий эффект резких контрастов (внизу) по сравнению с контрастными тонами соединенными постепенными переходами (вверху)

представляет собой усовершенствование предшествующей, а паи более совершенной оказывается очень резко расчлененная си стема, основной чертой которой является наличие черных пятен, контрастирующих с белыми. Рис. 8 показывает, насколько снижается эффект, если свет ше и черные участки располагаются не рядом, а соединяются постепенными переходами.

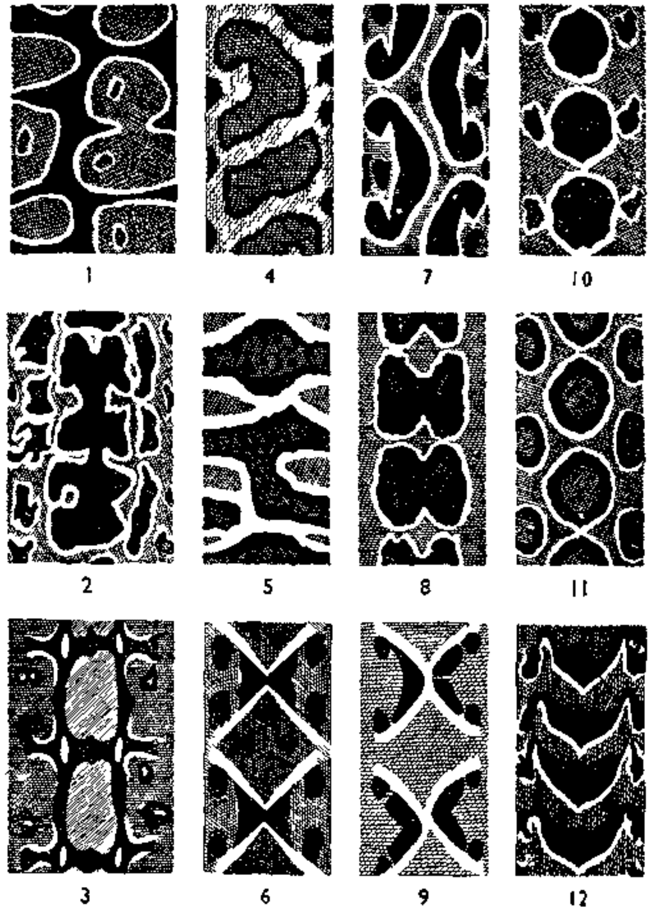
Можно возразить, что все это — теоретические соображения, очень далекие от проблем окраски животных. Да, это теоретические соображения, но нетрудно убедиться, что именно эти прин-

щшы испо!ьз\ются в покровительственных системах окраски бесчисленных животных. В одной группе животных за другой мы обнар\ /киваем расчленяющие расцветки, которые воплощают именно эти оптические принципы. Насколько мне известно, внимание к этом} вопросу привлекается впервые, и поэтому уместно подробно рассмотреть несколько примеров.

Вообще говоря, окраска змей определенно покровительственна — в значительной мере, несо^ ненно, в силу необходимости скрываться от жертвы. II если эта задача у некоторых змей, например у зеленой *Oxybehs fulgidus* и у африканской рогатой гадюки *(Ce? astes cerastes)* песчаного цвета, разрешается просто гар лгонпей окраски и противотенью, то у очень многих змей обманчи вая наружность совершенствуется добавлением резко расчленяю щего рисунка. Значение такого рисунка для расчленения вытяну той змеевидной формы совершенно очевидно, и, быть может, он особенно необходим крупным змеям, будь то удавы, например тигровый питон *(Python molurus)*, или неповоротливые ядовитые виды, например габу некая випера *(Bitis gabomca)*. При изучении этих расцветок очень интересно отметить, что оптический прием расчленяющего рисунка используется змеями, принадлежащими к разным семействам и обитающими в совершенно различных условиях. Хотя рисунки почти бесконечно разнообразны по форме, цвету и расположению составляющих элементов, мы снова и снова лбеждаемся, что самый светлый элемент рисунка расположен рядом с самым темным, контрастируя с ним и выделяя его. Схемы на рис. 9 изображают расположение рисунка у разных видов змей. Здесь, ради простоты, промежуточные окраски или полутона заменены штриховкой, тогда как самые темные элементы изображены черным цветом, а светлые — белым, но необходимо помнить, что действительные окраски соответствуют окраске среды, и, например, «белые» части на самом деле могут быть светлокоричневыми, желтыми, охряными или бледнозелеными

Принцип резких контрастов особенно выражен в окраске головы Например, удав *Constrictor constrictor* (см. фото 16, *2)* имеет светлое пятно на верхней челюсти, непосредственно под заметным темным пятном около глаза. Сходные контрасты наблюдаются в рисунке головы королевского питона *(Python regius)*, бронзовой остроголовой змеи *(Oxybehs acuminatus)* (рис. 29), габунской виперы *(Bitis gabomca)* (см. фото *17,1)*, жарараки *(Bothiops jararacussu)*, гремучей змеи прерий *(Crotalus confluentus)* и многих других. У всех этих видов детали маскировки головы резко отличаются, но у всех у них контрастирующие тона расположены рядом Несомненно, когда нибудь будет предпринят эмбриологический и физиологический анализ этих рисунков, но нас интересует их экологическое значение, а природа

рисунков такова, что в ней реализуются те самые принципы, посредством которых может быть достигнута наилучшая маскировка.



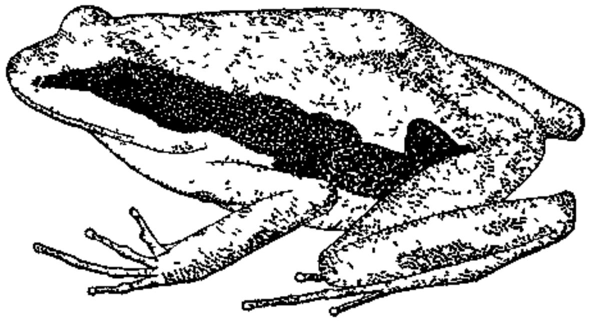
Р и с 9. Схемы расчленяющих рисунков разных змей

1 — Python regius 2 — Python molurus, 3 — Constrictor constrictor, 4 — Ophibolus doliatus tr ngulus, 5 — Natrix fasciatus 6 — Bothrops atrox, 7 — Bothrops alternans, 8 — Crotalus confluentus 9 — Bothrops jararaca, 10 — Causus rhombeatus 11 — Vipera russelii, 12 — Bitis arietans

Если мы перейдем к другим группам, мы встретим те же картины, повторяющиеся вновь и вновь. Мы найдем и\ на чешуйчатой одежде ящериц и рыб, на коже лягушек и жаб, на оперении птиц, на меховых шубах млекопитающих, равно как

и \ бесчисленных насекомых и др\ги\ беспозвоночных, принадлежащих к разным группам. Нет необходимости описывать и\ здесь подробно. Однако перед тем, как оставить этот вопрос, я \оч^ привлечь внимание ь нескольким поразительным примерам из разных гр\пп животных.

Многие лягушки, принадлежащие к совершенно различным семействам, имеют по бокам головы очень яркие черные или темные пятна неправильной формы, которые сложат, как я покажл дальше, для маскировки глаза. II очень частым признаком таких видов является то, что }частьи тела, прилегающие к темным пятнам сверх\ или снизл, имеют светлою или бепю окраск\.



Р и с 10 *Cardioglossa gracilis*

Такая расцветка, поскольку речь идет о контрастирлющем действии, повторяет то, что наблюдалось у змей. Это прекрасно видно 5- обыкновенной лягушки *(Rana temporatia),* у которой роль такой расцветки для укрытия в естественных условиях хорошо видна по фото 19,2. Дт^гими примерами являются *R. oxyrhynchus, R. Uenocephala, R. sphenocephala, Cardwglossa leucomystax a C. grants* (рис. 10 и 28).

У многих рыб наблюдается та же картина темные продольные или поперечные полосы окаймляются полосами очень светлых тонов, что подчеркивает и усиливает впечатление от сильно окрашенных частей. И, конечно, рисунок не ограничивается головой. Он может встречаться на любой части те ia и часто распространяется также на плавники и хвост. Среди наших рисунков читатель найдет примеры этому в окрасках *Eques lanceolatus* (рис. 11) и щетипозуба *Chaetodon cavislratus* (рис. 71).

Сходные расчленяющие эффекты наблюдаются у многих ящериц, например сцинка *Mabma doriae* и геккона *Gymnodartylus-albofasciatas.* Первый из них негет темн\ю боковою полосу в свет лом обрамлении, а второй — ряд светлых поперечных полос, окаймленных темным пигментом.

Среди птиц яркими примерами этого правила являются обыкновенная камнешарка и галетушник. Как уже упоминалось, оба эти вида имеют на голове, горле и шее ряд резко контрастных черных и белых отметин, значение которых л)чше всего определяется, если наблюдать за внешним видом этих птиц в природе, особенно в период насиживания.

Сходную контрастную окраску мы встречаем у турухтана, пустынного бегунка, авдотки, выпи, перепела и многих других птиц.

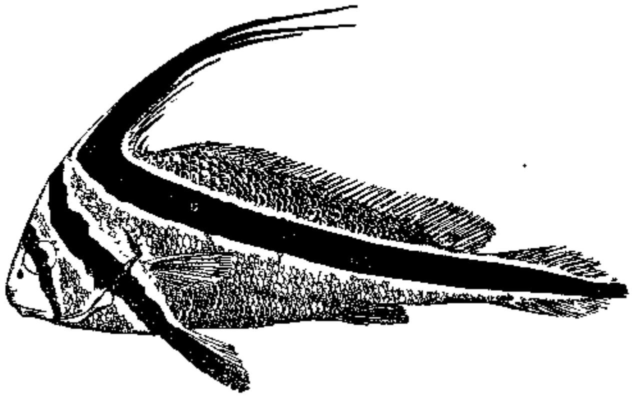


Рис 11 *Eques lanceolatus.*

Прекрасно иллюстрируют это правило только что вылупившиеся птенцы галстушника. Окраска этих маленьких пушистых лтенцов воплощает в себе удивительным образом три основных принципа — сходство окраски с фоном, противотень и наибольший расчленяющий контраст. Что касается последнего, мы видим {см. фото 8, *2),* что тело птенца оптически расчленено на две части полосой, идущей через глаза вокруг головы. Эта полоса—не просто темная лента. Наоборот, она подчеркивается другой, белой полосой, проходящей непосредственно позади нее. Именно благодаря комбинации двух полос, черной и белой, контрастирующих с общей окраской верхних частей тела, и получается столь обманчивая внешность. У некоторых особей такой же рисунок имеется на туловище — черная полоса на боку отделяет сероватые спинные части от белого брюшка.

Птенцы многих других выводковых птиц, например золотистой ржанки, кулика-сороки, бекаса и песочника, иллюстрируют тот же принцип. В каждом из этих случаев основной функцией расцветки является затруднение обнаружения путем расчленения истинной формы.

Насколько удачна эта расцветка, прекрасно знает каждый, пытавшийся отыскать только что вылупившихся птенцов таких птиц, как вальдшнеп, бекас или кулик-сорока. В самом деле, если не считать насекомых, эти птенцы — один из наиболее совершенных и удивительных примеров камуфляжа во всем царстве природы.

Среди млекопитающих такие сложные расцветки менее часты. Однако, может быть, стоит отметить, что эффекты резких контрастов рассмотренного нами типа встречаются в значительном числе случаев. Например, бразильский муравьед

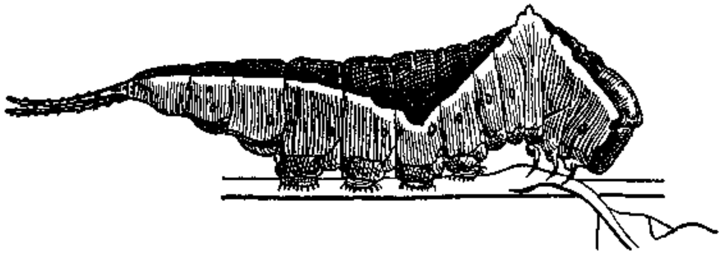


Рис. 12. Гусеница гарпии-вилохвоста (*Cerura vinula*).

{Alyrmecophaga jubata) имеет по бокам головы и тела характерные черные пятна, которые сверху и снизу обрамлены полосой, значительно более светлой, чем общая окраска тела.

С другой стороны, серый трехпалый ленивец *(Bradypus tridactylus)* имеет на спине яркое оранжево-рыжее пятно, окаймленное зоной интенсивно черного цвета. Здесь соотношение светлых и темных участков изменено, но эффект остался прежним и, несомненно, способствует маскировке среди пестрой лесной листвы.

Двумя другими млекопитающими, которые, как кажется, иллюстрируют тот же принцип (хотя я не могу говорить о каких-либо наблюдениях за ними в природе), являются патагонская мара *(Dolichotis patachonica)* и вискача *(Lagostomus trichodactylus)* (рис. 34).

Наконец, нужно отметить, что это явление широко распространено среди беспозвоночных животных, укрывающихся от опасности с помощью покровительственной окраски. Это хорошо зидно на гусенице гарпии-вилохвоста *Cerura vinula* (рис. 12), буро-фиолетовое седловидное пятно на спине которой обрамлено гзкой бледной каймой. Это так подчеркивает расчленяющее спинное пятно, что, когда гусеница сидит на своем кормовом растении, бросается в глаза обманчивый рисунок, а не действительная форма насекомого.

ИСКУССТВЕННОЕ ЗАТЕНЕНИЕ И РЕЛЬЕФНЫЙ РИСУНОК

Описанные выше принципы и примеры постепенно подводят к очень тонкому и своеобразному тип} зрительной иллюзии, имеющему большое значение для нашего предмета. Рассмотренные в разделе о наибольшем расчленяющем контрасте расцветки хотя и чрезвычайно эффективно расчленяют поверхность, но делают это очень грубо. В лучшем сл\чае, эти плоские пятна контрастных тонов дробят поверхность на ряд оптически плоских площадок, которые кажется глаз} разорванными. Но если, в добавление к резкому контраст}- между соседними элементами расцветки, отдельные цветные пятна сами по себе имеют *градации* тонов, тогда сразу вводится новый фактор, а именно мнимое впечатление рельефности. Эта иллюзия рельефной поверхности в сочетании с принципом расчленяющей расцветки — блестящее достижение эволюции организмов. Но с тех пор, как Дарвин подробно проанализировал рисунок фазана-аргvса [1361, биологи уделяли лтало внимания этому явлению. Ухаживая, самец этого вида демонстрирует поразительно сложные ряды глазков на второстепенных маховых перьях. Каждый глазок состоит из интенсивно черного обрамляющего кольца, окружающего пространство, расцвеченное так, что оно в точности напоминает шар, освещенный сверху, блик имитируется пятном чисто белого цвета, переходящим ниже в бледные свинцовые тона, а затем в желтоватые и коричневые, постепенно сгущающиеся к нижним частям шара. Любопытная деталь этой иллюзии создается положением белого блика: на внутренних перьях, стоящих перпендикулярно, белые отметины находятся сверху и занимают дистальное положение, а на внешних перьях, которые расположены почти горизонтально, белые отметины сдвинуты вбок, так, что, вопреки их иной ориентации, и эти глазки представляются шарами, освещенными сверху.

В работе Шванвича [560], в которой рассматривается вопрос о так называемом стереоэффекте покровительственных рисунков ОЕ<раски, автор, пользуясь стереоскопическим методом и скульптурными моделями, реконструировал и истолковал рисунок крыла многих бабочек как ряд выпуклых и вдавленных поверхностей с падаюлими там и сям тенями. Его метод, несомненно, открывает очень многообещающее направление исследований, но я не считаю правильной его трактовку различных тонов на плоском крыле как различных поверхностей, лежащих в одном плане, но на разных уровнях. Оставляя в стороне вопрос о тенях и рассматривая лишь иллюзию, создаваемую светом и тенью, я полагаю, что контрастные тона на плоской поверхности (рис. 13, *1)* являются оптическими эквивалентами рельефа поверхностей, различно ориентированных по отношению

к источнику света (рис. 13, *2),* а не поверхностей, находящихся на разном уровне (рис. 13, *3),* как показано на его рисунках. Иными словами, здесь создается оптический эффект не ступенчато расположенных, а изогнутых поверхностей.

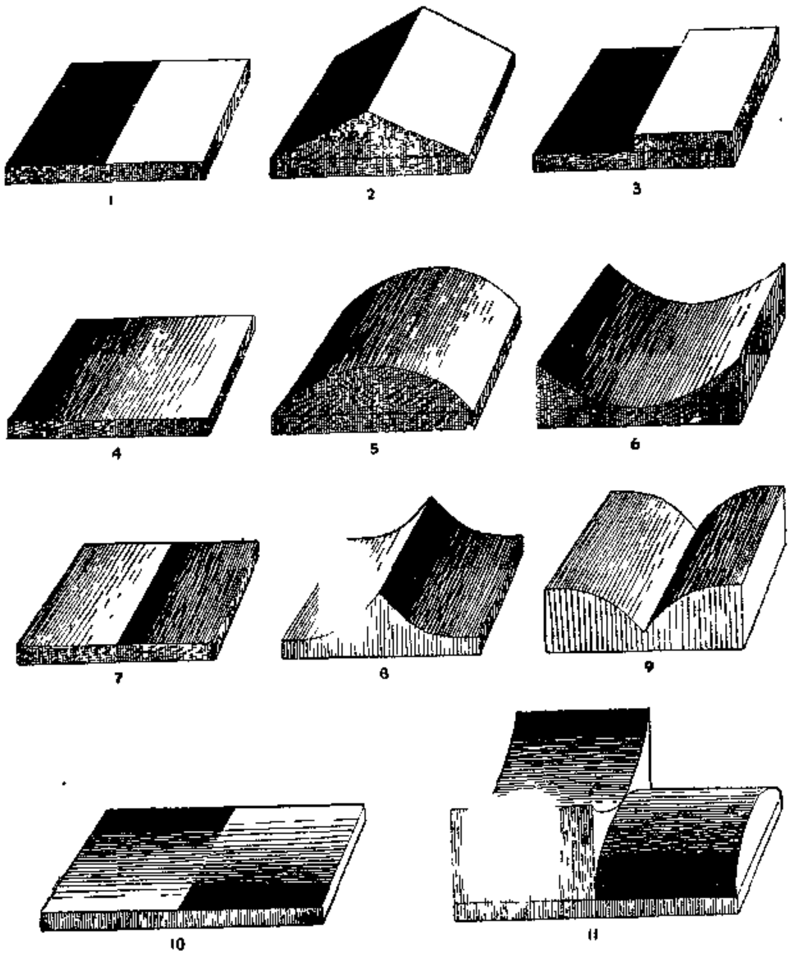


Рис. 13. Схемы, показывающие сходство живописного рельефа на плоской поверхности со светотенью на неровной поверхности.

Но это еще не все. Одна из наиболее с}щественных иллюзий, порождаемых отдельными элементами расчленяющих расцветок животных, заключается в создании впечатления кривизны рельефа, а не угловатости его. Это создается переходом тонов, в отличие от только что рассмотренных резких скачков

тона. Плоская поверхность с градацией тонов (рис. 13, *4)* оптически эквивалентна изогнутой однородно окрашенной поверхности (рис. 13, *5* и *6).*

Действительно, мы здесь имеем дело с оптическим эффектом, аналогичным тому, которого добивается худижник, изображая трехмерную светотень на плоской поверхности. II именно на плоских поверхностях, например на крыльях бабочек, природа и создала некоторые из самых удивительных своих произведений. Такие рисунки, с этой точки зрения, можно рассматривать, как картины. Но это не обязательно изображения определенных предметов. В общем, рельефный рисунок, подобно мнимо расчлененной поверхности, является одной из форм иллюзии, назначение которой в обоих случаях привлечь внимание наблюдателя и отвлечь его взгляд от самого с}щественного — реальной формы животного, а тем самым затруднить распознание или полностью воспрепятствовать ему.

Система, которую мы рассматриваем, достигает своего максимального выражения, когда два смежных участка расцветки — светлый и темный — окрашены так, *что по мере приближения к их разграничительной линии светлый еще более светлеет, а темный еще более темнеет.* Такой случай и его рельефные эквиваленты изображены на схемах *7, 8, 9* рис. 13.

Дальнейшее развитие последнего принципа иллюстрируется схемой *10* рис. 13, на котором соседние элементы рисунка образуют переход от темного к светлому в противоположных направлениях. Рельефный эквивалент такой градации тонов изображен на схеме *11* рис. 13. Я не сомневаюсь в том, что расцветки, основанные на подобном расположении тонов, можно было бы чрезвычайно эффективно применить в военном камуфляже как на суше, так и на море. Я считаю, что они заслуживают подробного изучения лицами, занятыми практическим применением маскировки.

Это несколько растянутое объяснение явления, достаточно хорошо известного художникам, но менее знакомого дилетантам, оправдано следующим обстоятельством. Принцип, по которому *тона должны тем резче отличаться друг от друга, чем ближе они сходятся друг с другом в пространстве*, нашел очень красивое и действенное применение в рисунке разных животных.

Подобные контрасты наблюдаются у жабы *Bufo superciHaris* (см. фото 25, *2),* у саранчевых, например *Leptacris monteiroi* (рис. 26), и на крыльях многих бабочек. У последних подобные сочетания смежных участков рисунка типичны для нижней стороны задних крыльев дневных бабочек, например крапивницы *(Vanessa urticae),* глазков *Satyrus semele* и *Epinephele ianira* (рис. 14), а также для верхней стороны передних крыльев ночных бабочек, например *Thyatira batis.*

Применение этого принципа вряд ли можно иллюстрировать лучше, чем на примере бабочки-глазка *Satyrus semele.* Эти насекомые, встречающиеся на пустошах н лугах, имеют обыкновение отдыхать на голой земле, сложив крылья. Спускаясь, они обычно резким движением отбрасывают назад передние крылья так, что они оказываются между задними. В этом положении видны только костальный край и вершина переднего крыла, причем этот участок совпадает по окраске с задними крыльями, которые замечательны своим покровительственным рисунком белого, серого, светлобурого и темнобурого цветов, совершенно

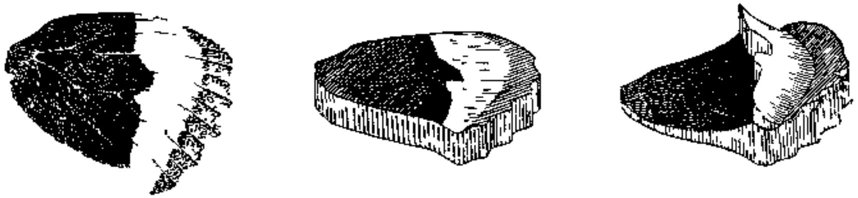
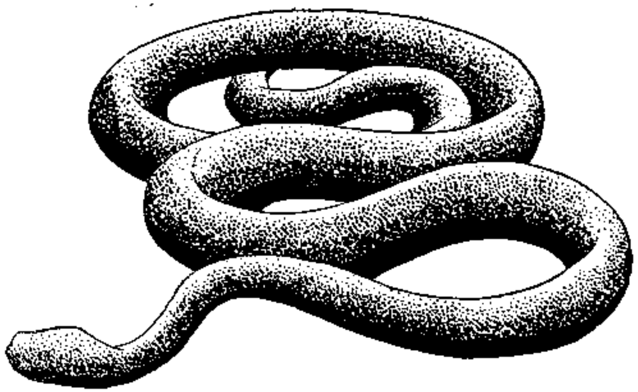
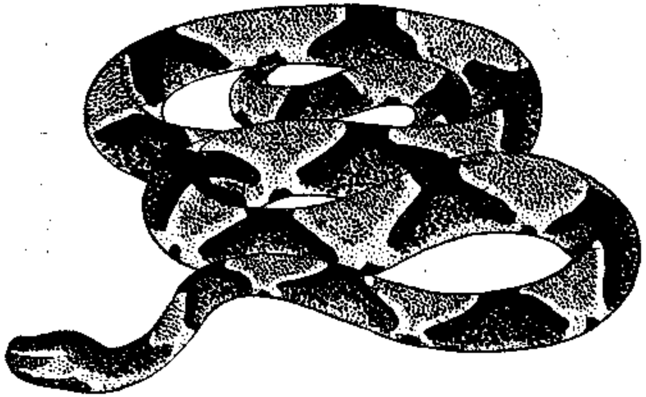


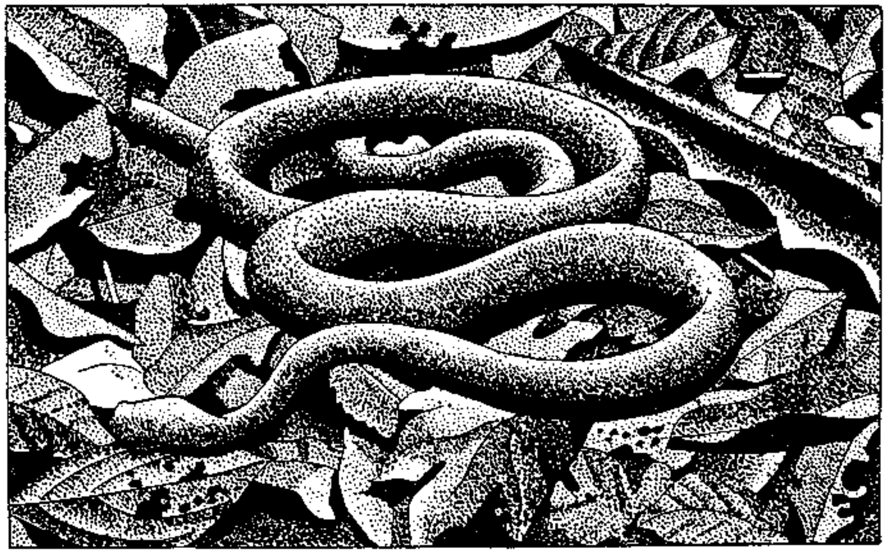
Рис 14 Схема, показывающая, как расчленяющая окраска создает мнимый рельеф

сливающимся с цветом почвы. В то же время бабочки обычно ориентируют свои крылья по отношению к солнцу так, что они не отбрасывают предательской тени, причем могут сочетать с этим и покровительственный инстинкт наклона в одну сторону, принимая такое положение, при котором еще выгоднее проявляется окраска крыльев под цвет почвы. Расцветка настолько точно подражает тону окружающей серой торфяной почвы и камням, отражающим и поглощающим свет разными поверхностями, что, садясь, насекомое кажется исчезавшим, словно вода в песке. Если заметить бабочку, садящуюся в нескольких метрах или совсем рядом, за кустом или вересковой порослью, часто невозможно, подойдя к этому месту, обнаружить ее точное местопребывание до того, как она взлетит, даже в том случае, когда бабочка сидит на виду, на голой земле, и ее местонахождение известно с точностью до полуметра (см. фото 22, *2).*

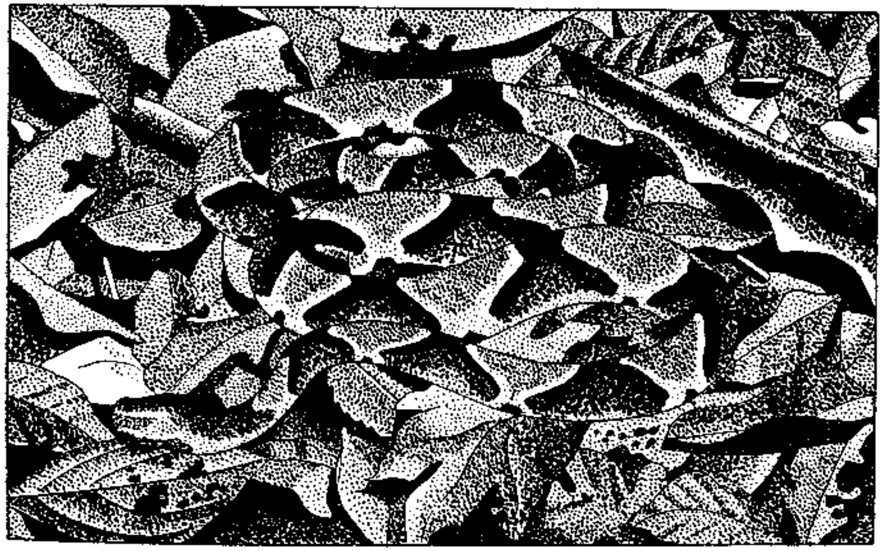
Принцип рельефного рисунка приложим не только к плоским поверхностям животных. Он может быть распространен и приложен почти без ограничения к разным формам, простым и сложным. Если затенение используется главным образом для создания иллюзии рельефа на гладкой поверхности, то оно может использоваться и для *создания ложного рельефа на уже изогнутой поверхности.* Много красивых примеров такого рода можно видеть в покровительственных расцветках змей и гусениц, и здесь я снова постараюсь разъяснить смысл сказанно! о







3



4

Рис. 15. Схемы, показывающие действие расчленяющего контраста и мнимой рельефности; основой схемы является окраска мокасиновой змеи (*Ancistrodon mokasen*):

1 — вид однотонно окрашенной змеи при освещении сверху; 3 — однотонная змея в естественных условиях; 2 — мокасиновая змея на однотонном фоне; 4 — мокасиновая змея в естественных условиях

посредством схем, которые можно сравнить с более простыми примерами, уже рассмотренными в случае крыльев бабочек.

В качестве заключительной иллюстрации этого красивого принципа мы можем рассмотреть рисунок сенокосца *Phalangiurn opilio.* Здесь мы снова обнаруживаем, что внешность, удивительно обманчивая на фоне неоднородного окружения, по существу обусловлена особым расположением темных и светлых тонов окраски тела. Темная дорзальная полоса неправильной формы у многих особей становится явно более темной к краям, где она обрывается совершенно внезапно, резко переходя в светлосерое пятно. Как бы для того, чтобы усовершенствовать расцветку, там, где боковые пятна приближаются к дорзальной полосе, они принимают светлокремовый оттенок. В результате смежными оказываются самая темная и самая светлая части рисунка. Они встречаются, к тому же, вдоль линии, которая сама по себе очень неправильна по форме. С теоретической точки зрения, рисунок, таким образом, приближается к совершенству. Мы видим, что плотное округлое туловище, которое сразу бросилось бы в глаза, не будь оно одето в пятнистый наряд, представляется в виде нескольких неправильно очерченных пятен, ни одно из которых ничуть не напоминает сенокосца, но зато очень сходны с рисунком, образуемым неровной поверхностью коры с покрывающим ее лишайником.

В заключение следует заметить, что я пытался описать здесь оптический принцип, который отличается от расчленяющей окраски в обычном смысле и представляет дальнейший шаг к достижению совершенства. Я подчеркнул, что налицо не просто иллюзия расчлененности, создаваемая простым контрастом, не только иллюзия теней, создаваемая мнимой ступенчатостью поверхности. Нет, здесь тонкая иллюзия поверхностной скульптуры в сочетании со всеми иллюзиями, описанными выше, созданная сложным затенением, которое по типу прямо противоположно затенению скрадывающему. В последнем случае, как мы видели, выпуклая поверхность превращается в оптически плоскую. В первом же случае непрерывная поверхность представляется глазу не только расчлененной (например, контрастом оттенков) или ступенчатой (посредством ложных теней), но состоящей из отдельных поверхностей, разнообразно изогнутых и чмеющих различную _ скульптуру (рис. 15).

Глава 5

СОСТАВНАЯ РАСЧЛЕНЯЮЩАЯ ОКРАСКА

Остается рассмотреть дальнейшее развитие принципа оптического расчленения, представляющее чрезвычайно большой интерес. Уже рассмотренные нами рис}нки обеспечивают маскировку, *расчленяя сплошную поверхность тела.* Но это оптичеекое средство оказывается еще более развитым у многих животных, у которых рисунок как бы *сливает воедино разные части тела.* Если этого можно достичь — а мы увидим, что это успешно осуществлено у большого числа совершенно неродственных друг другу организмов,— то шансы остаться незамеченным, очевидно, еще более повышаются.

МАСКИРОВКА КОНЕЧНОСТЕЙ

Один из главных факторов, приводящих к зрительному опознаванию какого-либо предмета, например животного в природе,— • знакомая внешность отдельных частей тела, например ног, крыльев, рта или глаз. Если эти органы будут заметны, то выдадут и обесценят всю систему окраски. Это жизненно важное обстоятельство было «принято во внимание» природой при выработке покровительственных нарядов, носимых разными животными, хотя в качестве важнейшего принципа, находящего широкое применение в природе, оно до сих пор оставалось по большей части незамеченным зоологами и исследователями окраски животных.

Мое внимание было впервые привлечено к этой проблеме при коллектировании древесных лягушек в Португальской Восточной Африке. Одним из обычнейших видов в долине нижнего Замбези, где мне пришлось работать, является маленькая лягушка *Megalixalus fornasinii.* Это животное имеет коричневую полосу, идущую по середине спины, сужающуюся кпереди и доходящую до заднего конца тела. Между этой полосой и сходно окрашенной полосой на боку тела лежит блестящая серебристобелая зона. Полоса того же цвета имеется и на внутренней стороне задней ноги. И только при виде лягушки в нормальном положении покоя становятся ясными замечательные свойства рисунка ее окраски. Характерное положение покоя у этого вида, как и у большинства древесных лягушек,— со сложенными и прижатыми к бокам ногами. В таком положении передние лапы скрыты под подбородком, как у кошки, греющейся у огня; задние ноги

подобраны, бедро прижато к животу и скрыто под голенью, тесно прижатой к боку, тогда как ступня спрятана под туловищем (рис. *16,2).* В этом положении серебристые полосы видимой снардджи частл задних конечностей точно совпадают с серебристыми полосами на обеих сторонах спины и образуют продолжение их. В то же время темные боковые полосы, идущие от ноздрей назад, продолжены на наружной части передних ног, которые располагаются так, что локоть соприкасается с коленом. Что касается глаз,

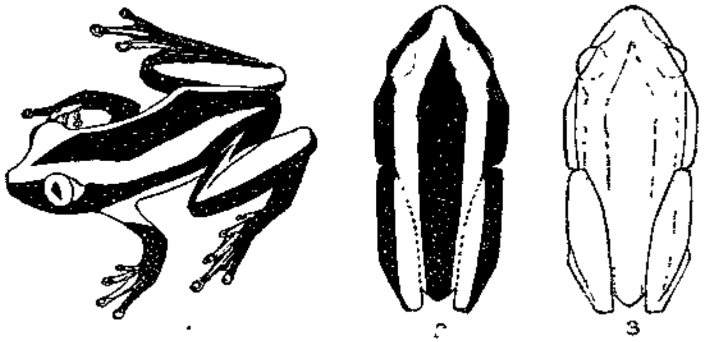


Рис. 16. *Megalixalus fornasinii*; иллюстрация принципа составной расчленяющей окраски, который действует, когда лягушка сидит в естественной позе.

в другое время столь ярких и заметных, то они при этом уходят в орбиты и прикрываются нижним веком. В таком положении ни глаза, ни ноги не привлекают внимания. Поза и весьма своеобразный рисунок окраски, сочетаясь таким образом, дают необычайный эффект (см. фото 13), который создается расчленением всего юла на две резко контрастирующие зоны, коричневую и белую. Если рассматривать их в отдельности, ни та, ни другая часть не напоминает лягушки. Целиком же заметной в природных условиях оказывается лишь белая полоса. Она выделяется и отвлекает внимание наблюдателя от истинной формы и очертаний тела и конечностей, на которые она натожена. Таким образом, белая полоса вполне маскирует присутствие самой лягушки.

Составная расчленяющая окраска у бесхвостых амфибий. Принцип, столь прекрасно выраженный в окраске *Megalixalus fornasinii,* нашел широкое применение в природе, и для пего я предложил термин «составная расчленяющая окраска» [1141. Поскольку разные представители бесхвостых амфибий хорошо иллюстрируют различные пути возможного применения этого принципа, я предлагаю кратко рассмотреть здесь еще несколько случаев.

Прежде всего следует отметить, что, как видно из рис. 17, отвлекающий наряд, носимый *Megalixalus fornasinii,* очень тонне повторяется на теле *Hyla leucophyllata,* южноамериканской древесной лягушки, принадлежащей к совершенно другом} семейств} (рис. 17). Впервые увидев эту квакш}, живущую в Пара, я совершенно не понял расчленяющего значения ее расцветки, и только дв}мя годами позднее, когда я занялся ее африканским аналогом из сем. *Polypedatidae,* мне стало понятно, в чем дело.

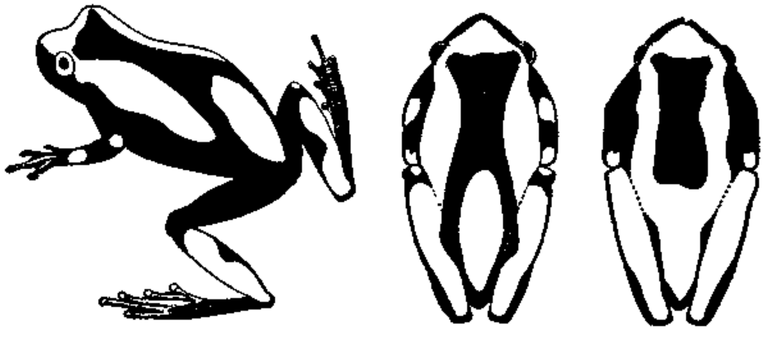


Рис. 17 Квакша *Hyla leucophyllata*, южноамериканский вид, сходный по рисунку с восточноафриканской *Megalixalus fornasinii*.

Даже если бы это были лишь отдельные случаи, связь, обнаруженная лгежду позой и рисунком, достаточно интересна, и ее едва ли можно считать несущественной. Но последующие исследования показали, что составные рисунки того или иного рода часто наблюдаются в этом отряде и широко распространены также среди других групп животных. В двух только что рассмотренных случаях полоса идет от спины по задней ноге; полосы здесь идут в продольном направлении. У многих бесхвостых амфибий, быть может, у большинства, задние ноги украшены не продольными, а поперечными полосами темных и светлых тонов. И у различных видов эти расчленяющие полосы расположены так, что при складывании ног в позе покоя одна или несколько полос одной части конечности точно совпадают и продолжают полосы другой прилегающей к ней части. ТаКОР расположение полос показано на рис. 18.

Каков эффект такого совпадения? Мы уже видели, что расчленяющее значение рисунка заключается в том, что он скрывает действительную форму животного, представляя взору ложную форму. Маскировка достигается, поскольку ложная конфигурация заметна лучше, чем действительная. *Составная расчленяющая окраска усиливает и акцентирует ложную конфигурацию и в силу контраста ослабляет действительную.* В нашем случае,

например, рисунок не только расчленяет действительною форму частей тела на ряд разобщенных пятен, но, более того, соединяя соответствующие пятна, он создает совершенно новую конфигурацию, которая перекраивает действительную поверхность и порождает дополнительную иллюзию непрерывности там, где ее на самом деле нет. В этом смысле принципы расчленяющей и составной окрасок действительно противоположны друг другу: первая действует посредством оптического разрушения того, что существует, а вторая — путем оптического созидания того, чего нет на самом деле. *Расчленяющая расцветка создает кажущуюся разорванность того, что на самом деле есть сп юшная поверхность, тогда как составные рисунки создают кажущуюсянепрерывность того, что в действительности состоит из разных частей п поверхностей.*

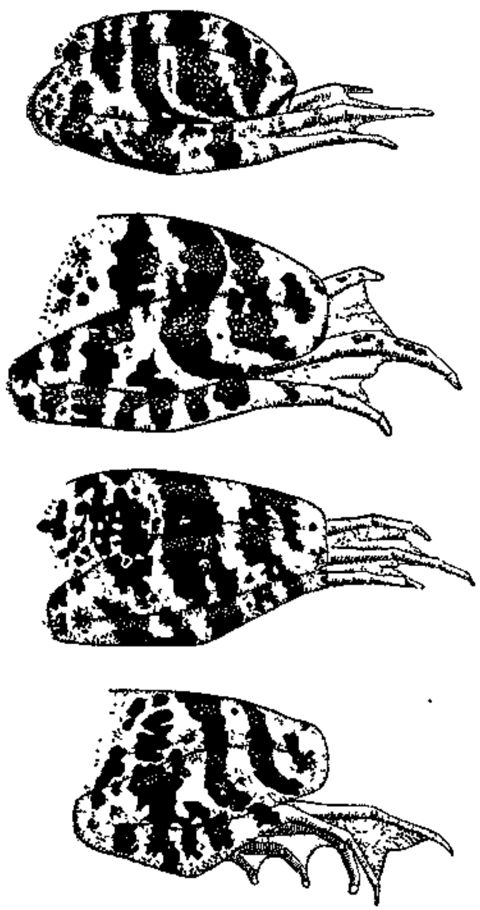


Рис. 18. Задние ноги обыкновенной лягушки (*Rana temporaria*); иллюстрация принципа составного расчленяющего рисунка.

То, что совпадение полос, идущих поперек разных частей ноги, не является случайностью и связано с маскировкой, подтверждается многими доказательствами, а именно: 1) статистическим исследованием большого числа особей, принадлежащих к одному виду; 2) детальным совпадением рисунка в подобных случаях; 3) широким распространением этого явления во многих родах и семействах бесхвостых амфибий; 4) широким распространением в этой группе того же принципа окраски на других частях тела, в особенности у глаза и на соседних с ним участках; 5) развитием сходных или аналогичных рисунков среди многих других

не родственных друг другу групп животных очень разнообразного анатомического строения.

Когда мы рассматриваем виды, у которых нога j крашена довольно сложным рисунком из полос, отличающихся друг от друга по ширине, цвету и оттенку, вероятность того, что совпадение обусловлено случайностью, становится совершенно ничтожной. Связь между рисунком н позой, проявляемая, например, *Edalorhina buckleyi* (см. фото 15, 7), представляется особенно заме чательной и поучительной, если учесть то обстоятельство, что расчленяющие цветные полосы совершенно не связаны с анатомическим строением, беспрепятственно переходя с одной части тела на другую. Этот факт станет более ясным в свете следующих соображений. Полосы па ноге лягушки распадаются на три группы: первая располагается на бедре, вторая — на голени, а третья — на кисти и стопе. Для того чтобы эти три группы полос воспринимались как единое целое, когда нога сложена, необходимо, во-первых, чтобы промежутки между темными и светлыми полосами совпадали на всех частях ноги; а во-вторых, нужно, чтобы порядок их расположения на средней части бьп обратным. Иными словами, перенумеровав полосы на соответствующих частях ноги в порядке их расположения на сложенной ноте и получив при такой записи ряд I, II, III, IV, V, 1, 2, 3, 4, 5, *1, 2, 3, 4, 5,* мы прр регистрации их на вытянутой ноге получим ряд I, II, III, IV, V, 5, 4, 3, 2, 1, *1, 2, 3, 4, 5.* Подобные явления, обнаруживаемые у *Edalorhina buckleyi* и *Eupemphix nattereri* (см. фото 32, *3),* легко объяснимы необходимостью камуфляжа, но трудно объяснить их иначе.

Как уже указывалось, разного рода составные рисунки на ногах широко распространены у бесхвостых амфибий. Однако, за неимением места, мы не будем здесь рассматривать этот вопрос подробнее. Ряд примеров иллюстрируется фото 13, 15, 32. Широкое распространение этого явления можно показать на следующих примерах, относящихся к разным семействам: круглоязычных — расписная дискоязычная лягушка *Discoglossus pictus* (Сардиния); чесночниц — *Batrachopsis megalopyga* (Новая Гвинея); жаб —• *Leptodactylus mystacinus* (Уругвай), *Ceratophrys ornate* (Парагвай), *Hylodes ventrimaculatus* (Эквадор), *Bufo valliceps* (Никарагуа),./?, *ockendeni* (Перу) и *B.typhonius*(Бразилия); квакш— *Ceratohyla proboscidea* (Колумбия), *Amphignathodon guentheri* (Эквадор), *Hyla rosenbergii* (Эквадор), *H. venulosa* (Бразилия) и *Nototrema angustifrons* (Эквадор); настоящих лягушек — обыкновенная лягушка *(Rana temporaria)* (Европа), *R. adspersa* (Восточная Африка); полипедатид — *Rhacophorus fasciatus* (Саравак), *Mantella baroni* (Мадагаскар) и *Kassina senegalensis* (Восточная Африка); короткоголовых — *Microhyla picta* (Китай) и *Ramanella montana* (Индия).

Составная расч хеняющая окраска у рептилии и рыб. Пятна рассматриваемого типа \iorjr иметь значение, конечно, только на тех частях тела, которые в позе покоя сближаются. Это характерно у бесхвостых амфибий для отде юв ног. ^у др\ги\ гр\пп животных, имеющих составлю расч1еняющлю окраск\, мы, естественно, модеем встретить ее на др\гих частях Teia. Де ю в том, что у других животных (за исключением немногих, например кобылок, где мы jвидим сходные принципы окраски) положение ног не позв)ляет использовать тот же прием маскировки.

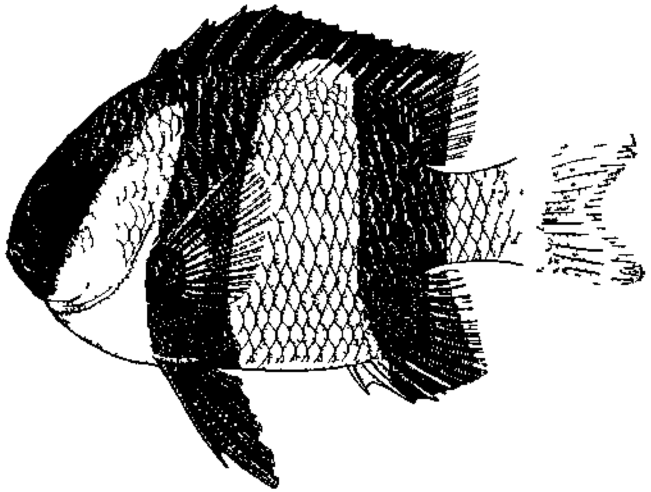


Рис 19 *Dascyllus aruanus*

У змей и ящериц мы часто находим сходные узоры в об iасти рта. Многие представители обоих подотрядов имеют на голове расчленяющий рис}нок, который охватывает морду и верхнюю челюсть и, пересекая рот, не прерываясь переходит на нижнюю челюсть. Прекрасный пример такой окраски у змей представляет восточноафриканская *Vipeia superciharis,* у которой бросающаяся в глаза серия темных и светлых полос пересекает, совпадая на обеих челюстях, все ротовое отверстие (см. фото 14, *4),* и западноафриканская *Jliti? gabonica,* некоторые экземпляры которой имеют на щеке отчетливое тре}го1ьное пятно, распространяющееся на нижнюю челюсть.

У ящериц мы обнаруживаем аналогичные явления, например у агам молоха *(Moloch homdus)* и *Shinisaurus crocodilurus* (см. фото 14, *1),* а также у игуаны *Corythophanes cristatus* (см. фото 14, *3)* удивительного вида, окраска юловы которого, несомненно, способствует незаметности.

^ рыб этот же принцип проявляется в окраске тела и плавников. У таких видов, как *Dascyllus aruanus* (рис. 19) с Филиппин,. *Eques lanteolatus* (рис. 11) из Караибского моря, *Chaetodon unimaculatus* с Ямайки и японский *Pteiogobius daimio,* расчленяющая окраска переходит без перерыва с туловища на спинной, анальный, брюшные или хвостовой плавники.

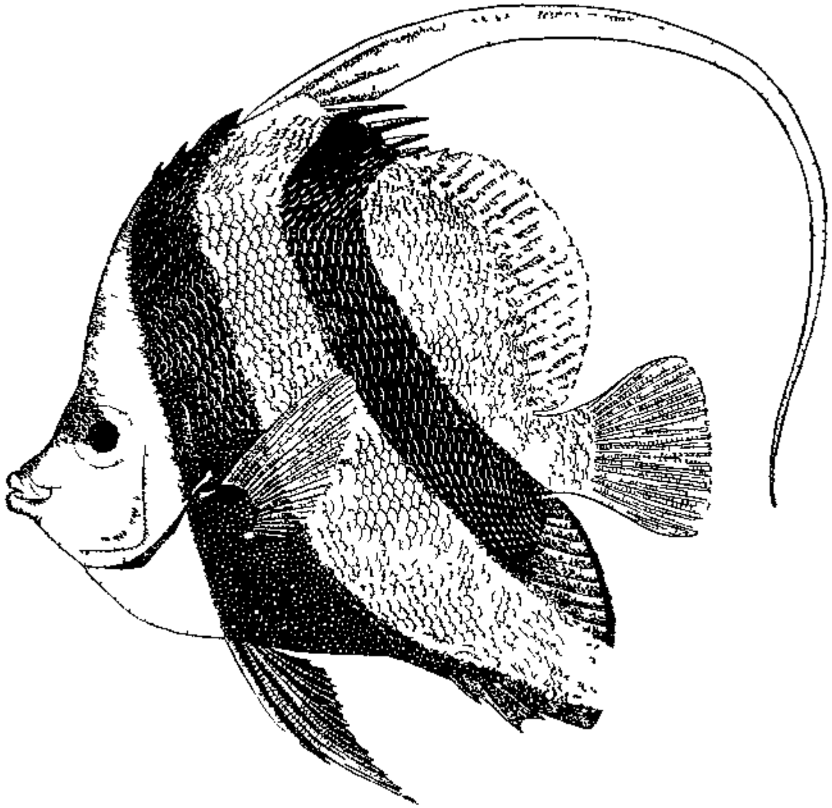


Рис 20 *Heniochus macrolepidotus*

Еще более замечательны, однако, случаи, подобные *Hemochus macrolepidotus* (рис. 20) с Сейшельских островов, у которого одна из полос тела образует как бы расширение узкого и вытянутого спинного плавника. На подходящем фоне расчленяющий' эффект этого наряда должен быть очень резким ибо центральная белая полоса покажется непрерывным предметом, уходящим далеко за пределы контура самой рыбы. Это. безусловно, сильно увеличивает трудность опознавания.

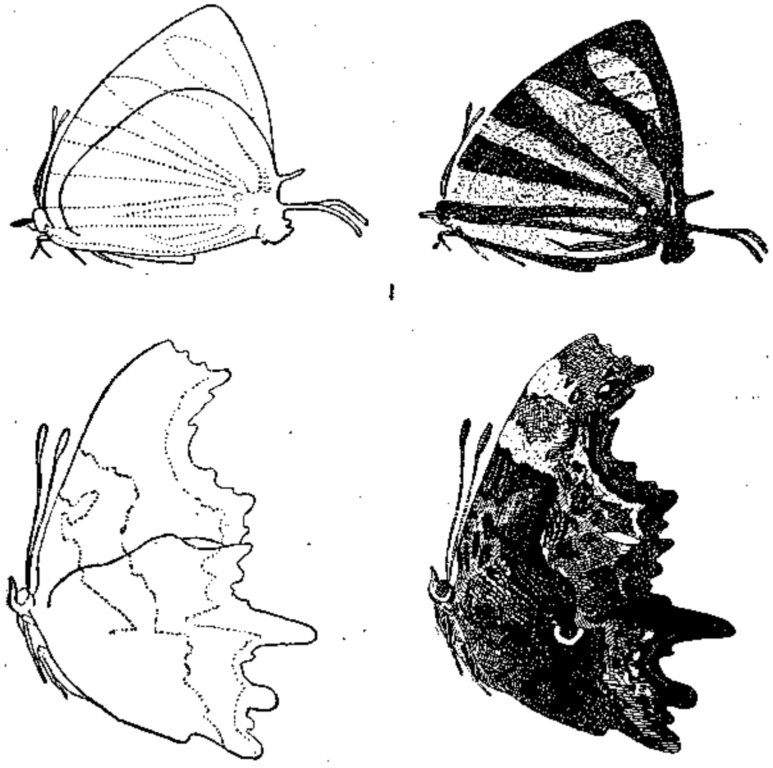
Составные расчленяющие рисунки у чешуекрылых. Среди насекомых есть много примеров составной окраски, достигающей наивысшей степени совершенства у бабочек и прямокрылых. У ночных бабочек, например у *Ligdia adustata,* которая сидит, сложив передние крылья так, что они закрывают задние и сходятся вдоль оси тела, совпадение полос одного крыла с соответствующими полосами другого не имеет особого значения, ибо это является неизбежным результатом симметрии; однако в результате такого совпадения очень усиливается эффект расчленения. Имеются случаи, когда совпадение полос труднее объяснить, исходя из одного только строения органа. Я здесь особо остановлюсь на системах, посредством которых соответствующие элементы рисунка как у дневных, так и у ночных бабочек переходят без заметного перерыва г, переднего крыла на заднее, когда насекомое находится в нормальном положении покоя.

Наиболее простые примеры этого мы находим у большого числа бабочек, у которых общая окраска нижней стороны заднего крыла повторяется вдоль костального края и угла переднего крыла (частично выставленных наружу при положении покоя), тогда как остальная часть переднего крыла часто имеет иной, нередко более заметный, рисунок. Это положение вещей в очень ясной форме наблюдается у зорьки *ЕucЫоё cardamines.* Как указал Беддард [33], разбросанные по нижней поверхности задних крыльев зеленые пятна можно принять за грубую имитацию мелких цветочков зонтичного растения — ее любимого местопребывания,—так велико их взаимное сходство. И тот же покровительственный рисунок повторяется на той части нижней поверхности переднего крыла, которая при нормальном положении покоя остается снаружи, выставляясь из-за края заднего крыла.

Чрезвычайно своеобразным примером того же рода представляется красивая южноафриканская *Eronia cleodora,* очень заметная черно-белая бабочка, криптическая нижняя поверхность крыльев которой, окрашенная в желтый цвет с неправильными серыми пятнами, поразительно напоминает желтые пятнистые и дырчатые листья куста *Isoglossa woodii,* служащего ей для отдыха (по наблюдениям Дикси и Лонгстаффа [150]). Великолепная цветная таблица, опубликованная этими авторами, хорошо показывает чрезвычайную эффективность покровительственной внешности бабочки при этих обстоятельствах.

Более точны и специализованы рисунки нижних поверхностей крыльев углокрыльницы *Polygonia c-album* (рис. 21, *2),* каллимы *Kallima paralecta* и других бабочек, .у которых определенные элементы рисунка, линия за линией, тон за тоном, повторяются в положении покоя через интервал между крыльями. Очень красивым примером, притом таким, где рисунок имеет

специальное направляющее значение (см. гл. 23), является также хвостатка *Thecla phaleros* (рис. 21, 1). В качестве последнего примера, одного из наиболее совершенных, приведем индийскую *Yoma sabina.*



2

Рис. 21.

1 — хвостатка *Thecla phaleros;* иллюстрирует использование составного рисунка в сочетании с отвлекающими признаками; 2. углокрыльница (*Polygonia c-album*); иллюстрирует использование составного рисунка в сочетании с замаскированным контуром

В отличие от *Thecla phaleros,* обладающей резко контрастным и довольно грубым рисунком из светлых и темных сходящихся полос, *Yoma sahina* имеет изящный рисунок, где на плоской поверхности создано иллюзорное впечатление формы, рельефа и глубины. Таким обра-зом, наблюдатель видит нечто прямо противоположное тому, что создается противотенью, которая, как мы видели, придает объемному телу вид плоского. Каждая из этих

систем рассчитана, конечно, на то, чтобы затруднить опознавание, ибо каждая маскирует действительную форму и заменяет ее для наблюдателя чем-то совсем иным. Но я хотел бы здесь привлечь внимание к удивительному соответствию между риеунками переднего и заднего крыльев. Каждое изменение цвета, рисунка и оттенка переходит с одного крыла на другое, так что создается единый покровительственный рисунок, хотя в действительности налицо две отдельные поверхности.

1 2 3

Рис. 22. Бабочка *Crocallis elinguaria*. Схемы, показывающие составной расчленяющий рисунок:

1 — крылья раскрыты, чтобы показать расположение расчленяющих элементов; *2* — схема, показывающая положение крыльев при обычной позе отдыха; *3* — внешний вид сидящей бабочки

У ночных бабочек сходные явления наблюдаются на *верхних* поверхностях крыльев. Виды, сидящие с распростертыши передними и задними крыльями, часто имеют рисунок, образующий сплошную полосу поперек всей площади крыльев. Во всех подобных случаях очень интересно отметить тесную связь между расположением пятен и взаимным положением крыльев у покоящегося насекомого. Достаточно двух примеров, чтобы пояснить это положение. У пяденицы *Timandra amala* верхние поверхности крыльев прерваны двумя узкими темными линиями, продолжающимися через все четыре крыла (см. фото 18, *2)*. Бабочка сидит в характерной позе, с распростертыми крыльями, передняя пара которых слегка перекрывает заднюю. Нормальная степень перекрывания крыльев в точности соответствует положению линий на переднем и заднем крыльях. Этот рисунок пересекает по диагонали край крыла; поэтому-, если перекрывание крыльев умень-» шено или увеличено, линии больше не совпадают. Но у живого насекомого они совпадают в совершенстве или, во всяком случае, достаточно хорошо, создавая впечатление непрерывного рисунка.

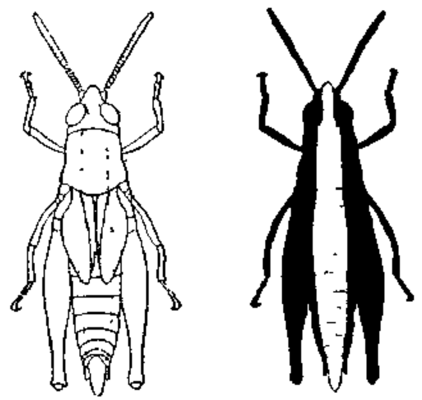
У пяденицы *Crocalhs elinguaria* нормальная поза покоя отличается тем, что передние крылья заходят назад так, что сверху видна лишь внутренняя часть задних крыльев. В этом случае расчленяющий рисунок локализован главным образом на передних крыльях, но продолжается (менее резко) и поперек внутрен-

ней, видимой снаружи части задних крыльев (рис. 22). Таким образом, поверхность насекомого рассечена сплошной полосой, окрашенной соответственно уже рассмотренному нами принципу наибольшего расчленяющего контраста. Однако если рассмотреть закрытую часть заднего крыла, то она оказывается почти лишенной рисунка. Иными словами, рисунок появляется лишь на тех частях, где его можно видеть, и в таком положении, в каком он может дать определенный видимый эффект. Иллюстрацией этого принципа могут сложить и некоторые другие виды, встречающиеся на Британских о-вах, например *Numeria pulveraria.*

Составные расчленяющие рисунки у прямокрылых. Краткий обзор составных рисунков можно завершить рассмотрением весьма совершенных типов этой системы камуфляжа у разных прямокрылых. В своей наиболее простой форме этот принцип реализуется у саранчевых, несущих на спине и боках рисунок, состоящий из" светлых и темных продольных полос. Так, например, нимфа саранчевого *Chorthippus parallelus*Добычная в Нью-Форесте, имеет землисто-коричневую окраску и разделена вдоль спины светложелтой полосой цвета сухой травы. То, что эта полоса, идущая вдоль всего тела, не связана с анатомическим строением, видно из того, что- она пересекает голову, грудные и брюшные сегменты; проходя по зачаткам крыльев, она делит их продольно на светлый верхний и темный нижний участки, в полном соответствии с окраской прилегающих участков тела. В июле, когда насекомые оказываются среди высушенной солнцем травы и сухой земли, окраска которых точно соответствует окраске тела нимфы, расчленяющий эффект изумителен. Я попытался воспроизвести его на несколько схематизированном рисунке (рис. 23). *Aptoceras fasciata* из Уганды имеет сходную систему камуфляжа. Окраска в этом случае темнозеленая и охряная; светлые части рисунка в виде двух желтых полос ид\т от глаз через голову и грудь до конца брюшка.

Среди более крупных саранчевых есть два очень совершенных примера составных спинных полос. Один из них — бразильский *Agriacris trilineata* (рис. 24,2) —зеленый вид, несущий четко отграниченную желтую полосу вдоль спины; второй — *Prionolopha serrata* — также из Бразилии (рис. 24, *2);* его основная зеленая окраска разделена двумя соломенно-желтыми полосами. У обоих видов светлые полосы продолжаются без перерыва от переднеспинки вдоль верхнего края надкрылий. Общий вид *Prionolopha serrata,* встречающейся в Пара, очень напоминает пестрые травы, потому что передносшгака вытянута вверх и назад в лезвиеобразный киль, по сторонам которого и идут упомянутые выше лолосы, соединяясь на надкрыльях и образуя общую светлую

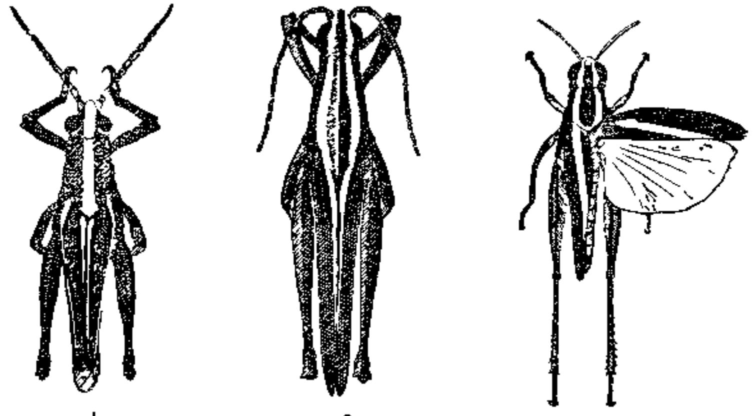
дорзальн>ю полосу. Н)жно привести здесь и третий пример, иллюстрирующий следующий шаг в развитии составного рисунка»



Р и с. 23. Кобылка *Chorthippus parallelus*. Видна связь составного рисунка с окружающим фоном и его расчленяющий эффект.

Прус *Calliptamus italicus,* саравчевое темнобурого цвета, несет, подобно *P. serrata,* по бокам спины две полосы соломенного цвета (рис. 24, *3*). Вэюм случае, однако, расчленяющие элементы

не сливаются за переднеспинкой, но продолжаются кзади вдоль, надкрылий в виде самостоятельных полос. Расположение и значение этой расцветки можно понять лучше, если надкрылья расправлены,, как на рис. 24, *3,* который показывает, каким п^тем достигается эффект совпадения. Можно заметить, что внутренний край каждого надкрылья имеет полосу темного цвета, расположенною* так, что она проходит проксимальнее желтой полосы на голове- и груди. Кнаружи от нее желтые полосы, пересекающие каждое- надкрылье, идут, не прерываясь (в положении покоя), от переднего конца тела до заднего.



1 2 3

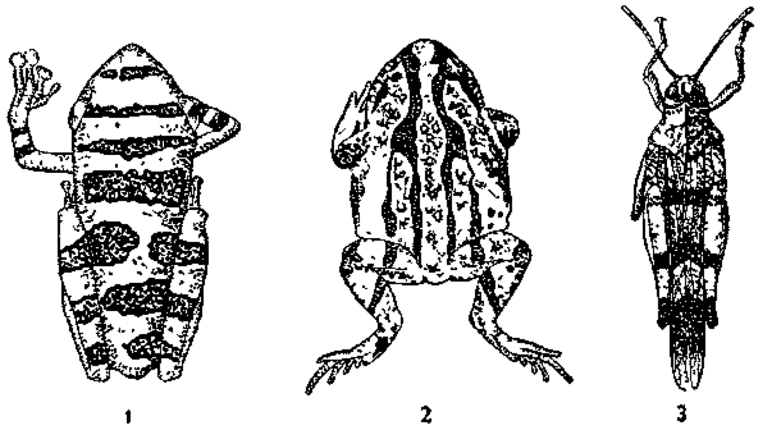
Р и с. 24. Составные рисунки у кобылок:

1 — *Agriacris trilineata*; *2* — *Prionolopha serrata*; *3* — прус (*Calliptamus italicus*).

У прямокрылых, как и у лягушек, особенно опасны в смысле* легкости обнаружения относительно громадные задние ноги (сильное развитие которых, конечно, связано с прыганием), В соответствии с отим неудивительно, что у этих насекомых также часто наблюдаются составные расчленяющие рисунки. Такие- рисунки на видимых снаружи частях бедра имеют замечательную и часто очень точную связь с рисунками соседних частей тела. Еще интереснее тот факт, что совпадающие элементы могут быть поперечными или продольными в зависимости от характера местообитания: последние характерны для видов, живущих среди травы, а первые — для живущих на каменистом грунте. Но в- том и ь другом случае они захватывают задние ноги, которые- включены в общую схему и составляют часть ее. Таким образом,, саранчевое замаскировано и укрыто от наблюдателя благодаря очень заметному рисунку, который независимо от анатомического строения проходит по всему телу насекомого и контрастно

смягчает меньшее соответствие в тонах j анатомически различных частей тела.

Прекрасные примеры поперечного рис\нка — европейская голубокрылая кобылка *(Oedipoda coerulescens)* (рис. 25, 3) и мексиканский вид *Hadrotettix trijaseiatus,* у которых темные полосы на бедре согласуются по расположению с соответствующими полосами на надкрыльях. Эта окраска аналогична окраскам жабы *Hylode^ longirostns* из Эквадора, короткоголовой



Р и с. 25. Составные расчленяющие рисунки

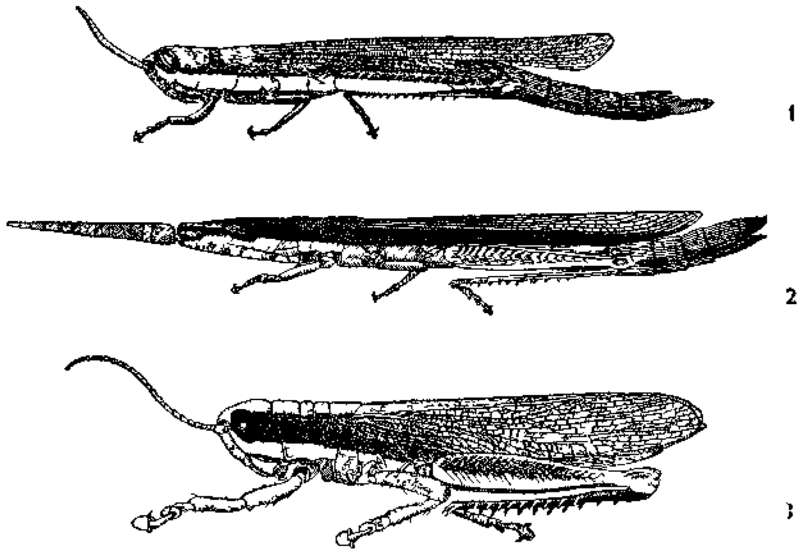
1 — веслоногая лягушка *Rhacophorus fasciatus*, *2* — *Caluella brooksii* *3* — голубокрылая кобылка (*Oedipoda coerulescens*).

лягушки *Caluella broohsii* (рис. 25, *2)* и веслоногой древесной лягушки *Rhacophorus fasciatus* из Саравака (рис. 25, *1).* Степень совпадения в таких случаях различна. Иногда непрерывность рисунка совершенна, иногда менее строга. Здесь, однако, нужно отметить, что зрительный эффект не зависит от математической точности совпадения соответствующих рисунков. До тех ьор, пока совпадение достаточно близко, оно производит впечатление общей непрерывности, а ~при широких полосах рассматриваемого нами типа имеется значительный простор для отклонений без нарушения расчленяющей функции.

Наконец, еще несколько слов о продольном типе рисунка на ногах, особо приспособленном к травянистому окружению, в противоположность рисунку из полос, которые расчленяют насекомое поперек, более свойственному формам, обитающим на каменистых грантах. С точки зрения камуфляжа, из этих дв}\ типов система продольных полос несколько более совершенна как в отношении примененных средств, так и в отношении достигаемых целей. Это видно, во-первых, по большей абсолютной

длине отдельных элементов рисунка; во-вторых, по увеличению числа разных органов или частей тела, которые пересечены рисунком; в третьих, по более точному совпадению и расположению соответствующих тонов на разных поверхностях.

Leptacris monteiroi из Нигерии— окрашенное в желтый цвет саранчевое—имеет более или менее однотонную окраску, по бокам внезапно прерываемую четко очерченной полосой кремового цвета. Эта полоса, как видно из рис. 26,*1,* начинается впереди у глаза, проходит по бокам головы и груди до основания задней ноги



Р и с. 26. Составные расчленяющие рисунки у саранчевых

1 — *Leptacris monteiroi*, *2* — *Mesopsis brevicauda*; *3* — *Orais'es punctipennis*.

и продолжается вдоль нижней стороны бедра, тогда как над этой полосой бедро имеет еветлобурый цвет в соответствии с окраской находящихся впереди него частей тела. Первые две пары ног, в отличие от третьей, лежат под светлой полосой и не имеют белого рисунка. Расчленяющее действие этой белой полосы усиливается более темными тонами вдоль ее верхнего и нижнего краев. Созданный таким путем контраст способствует отвлечению внимания от более слабых градаций тона, посредством которых можно отличить разные части тела друг от друга, а все насекомое в целом—от его окружения.

Mesopsis brevicauda из Танганьики имеет в общем тот же рисунок, хотя здесь тело продольно разделено на темную верхнюю и светлую нижнюю части. Нижний край темной дорзальной

области в этом случае проходит как раз над бедром и точно продолжается назад в виде затемненного нижнего края надкрылья (рис. 26, *2).* В случаях африканской *Oraistes punctipennis* и австралийской *Gesonia mundata,* к которым нам следует сейчас перейти, сходный рис>нок обнаруживается на ногах. У *Oraistes punctipennis* заднее бедро разделено продольно на темную верхнюю и светлую нижнюю области (рис. 26,3); *Gesonia mundata* имеет темную латеральную полосу над бедром, идущую назад вдоль всего края надкрылья.

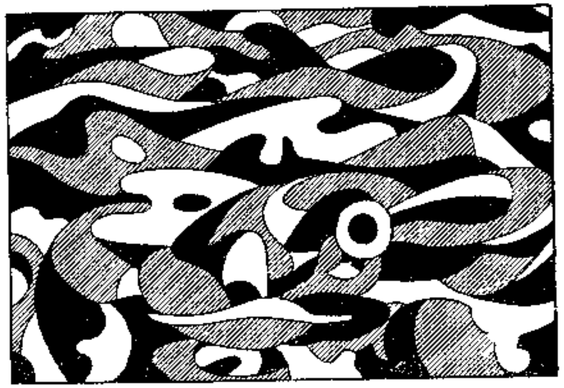


Рис. 27. Схема, показывающая заметность глазчатого пятна, привлекающего внимание сильнее, чем другие, даже более крупные объекты.

Прекрасный пример этого же принципа был описан Никольсоном [440]. Его фотография австралийского прямокрылого *Be~tixa* хорошо иллюстрирует связь между расположением рисунков на теле и поведением насекомого при жизни. Рисунок и поза в данном случае сочетаются так, чтобы показать яркую расчленяющую белую линию, идущую прямо и без перерыва от головы через грудь и вдоль бедра. Обсуждая достигаемый этим замечательный эффект, автор указывает: «Полная непрерывность этой линии, идущей по столь разным частям тела, является серьезным доказательством того, что непрерывность и прямизна ее были выработаны отбором».

МАСКИРОВКА ГЛАЗА

Своеобразное применение этого принципа наблюдается при камуфлировании глаза, этого наиболее трудно маскируемого органа. Немногие естественные предметы в природе столь заметны, как глаз позвоночного. Это обусловлено главным образом его

резко очерченной круглой формой. Из всех форм круглый диск больше всего бросается в глаза, легче всего замечается и опознается —ч отсюда п употребление круглой мишени с черным «яблочком» для обучения стрельбе в цель. Его способность привлекать большее внимание, чем другие предметы, находящиеся в поле зрения, показана на рис. 27. Здесь мы видим ряд фигур, отличающихся друг от друга по форме и величине и расположенных в определенном порядке. И среди них первым бросается в глаза не самый крупный элемент, а белый диск с черным кругом посередине, по величине уступающий большинству других фигур и, тем не менее, выделяющийся и привлекающий внимание. Из этого следует, что ни одна система камуфляжа не окажется вполне эффективной, если не будет замаскирован или изменен внешний вид глаза. Интересно проследить, как это достигается у разных животных.

Покровительственная окраска радужной оболочки. Прежде всего мы обнаруживаем, что у многих животных эта трудность разрешается без использования расчленяющего рисунка. Например, у некоторых ночных гекконов, древесных лягушек и у змей, подобно африканской рогатой гадюке, зрачок, сокращаясь при дневном свете, становится щелевидным, а радужина имеет окраску, гармонирующую с окраской всей головы. В этих случаях реализуется принцип сходства окрасок в применении к взаимоотношениям окрасок глаза и животного в целом, а не к животному в его взаимоотношениях со средой, хотя, конечно, часто случается, что этот местный эффект сочетается с общим.

Следующий шаг—окраска животных, у которых общий рисунок-тела повторяется на радужине и на перепонке, охватывающей глаз. Лонгли [347] описал хороший пример этого явления — рыбу *Petrometopon cruentatus,* покрытую темнобурыми пятнами. Эти пятна под глазом мельче, а над глазом крупнее. Характер пятен на конъюнктиве хорошо согласуется с окружающим фоном в том отношении, что пятна в ее дорзальной и вентральной областях соответствуют по размерам ближайшим к ним пятнам на голове. Лонгли указывает, что рисунок распространяется даже на части конъюнктивы, обычно скрытые, но становящиеся видимыми, когда глаз поворачивается. Благодаря этому движение глаза не выдается появлением окраски, дисгармонирующей с общим тоном. При отсутствии более совершенной маскировки заметность зрачка, требующего в этом отношении особого внимания, уменьшается пятнистым рисунком на голове. Это наблюдается У птенцов куропаток и многих чаек и крачек, у которых темя, лоб и щеки испещрены черными пятнами, по размерам близкими к глазу; последний благодаря этому теряется среди множества одинаковых пятен.

Характер и функция расчленяющей маскировки глаз. Нам предстоит, однако, особенно подробно заняться исследованием расчленяющих рисунков нам;флирующих глаза. Многие рыбы, лягушки, змеи, птицы и млекопитающие обладают большими круглыми черными зрачками, которые по своей форме должны очень сильно привлекать взор наблюдателя. Как бы эффективно животное не было камуфлировано в других отношениях, отсутствие специальной маскировки глаза может погубить весь успех. Поэтому не удивительно, что естественный отбор очень тщательно занялся данной проблемой, которая, несомненно, чрезвычайно важна. Теперь мы рассмотрим пути ее разрешения.

При этом по существу используется \же рассмотренный оптический принцип составной расчленяющей окраски. Если глазу, а в особенности его черному зрачку, удастся придать иной вид, он перестанет напоминать глаз. Теоретически подобную иллюзию можно было бы создать, покрывая глаз или зрачок черной маской неправильной формы, рассчитанной на слияние с окружающим рисунком и составляющей как бы часть его. Эта-то система преимущественно и осуществляется в природе.

В качестве примера можно рассмотреть глаз травяной лягушки *Rana temporaria,* изображенной на фото 16, *1.* Мы видим, что зачерненная область, верхний край которой лежит на одном уровне с вершиной зрачка, перекрывает радужину и продолжается на коже по бокам головы в виде сплошного темного пятна. Это действенно маскирует и глаз и голову, на которой он находится, ибо все в целом выглядит как промежуток между травами, причем эффект усиливается благодаря соседству резкой, контрастирующей светлой полосы, окаймляющей губу.

Камуфлированными глазами обладают многие животные, принадлежащие к различным семействам и отрядам. Хотя основной принцип везде одинаков, детали картины сильно меняются в разных случаях. Иногда неправильная темная расчленяющая область включает всю орбиту. Иногда верхний край вытянутой темной пигментированной полосы пересекает радужину точно на уровне верхушки зрачка (рис. 28) или, наоборот, пятно может распространяться книзу до нижнего края зрачка. Глаз может пересекать полоса, по ширине точно соответствующая ширине самого зрачка. В других случаях сходное действие осуществляется с помощью вертикальных, а не горизонтальных полос, или диагональных рисунков, или неправильных пятен, сильно меняющихся по размерам и расположению. Во всем этом разнообразии постоянна лишь связь между выделяющимся черным пятном — зрачком — и маскирующим его темным элементом.

Другой замечательный факт — повторение перечисленных си стем в одной группе животных за другой. В изумительном со-

вершенстве и разнообразии они обнаруживаются у рыб. Те же типы рисунка проявляются в той или иной форме на радужине и смежных частях головы змей и ящериц. Они выражены у разных лягушек и тритонов. По существу те же явления наблюдаются в расцветке перьев лицевой части многих птиц и в полосах темных волос близ глаз у различных млекопитающих. II они снова повто ряются на хитиновом панцыре саранчевых и многих других насекомых. Как мы увидим, при этом наблюдаются весьма замечательные случаи конвергенции.

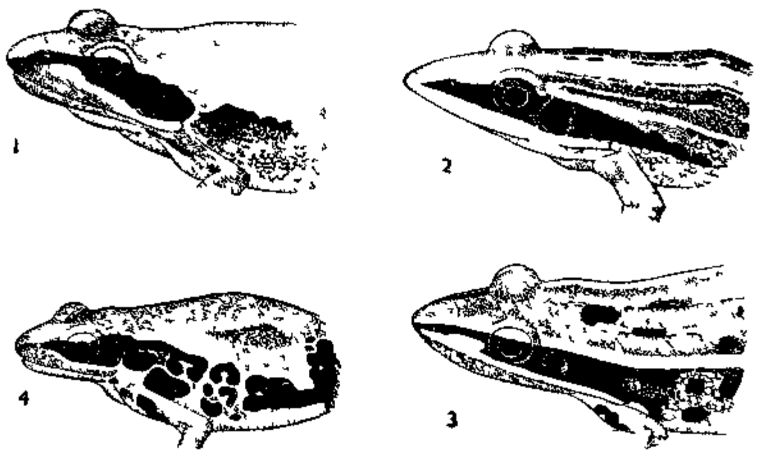


Рис 28 Расчленяющие окологлазные полосы у лягушек

1 — Rana oxyrhynchus, 2 — Rana stenocephala, 3 — Rana sphenocephala, 4 — Cardioglossa leucomystax

Рисунки, маскирующие глаза **рыб.** Попытка произвести сколько нибудь детальный анализ этих рисунков у рыб вывела бы нас за рамки настоящей книги. Я хочу указать здесь лишь на некоторые из главных типов рисунков, встречающихся в различных группах. Во многих случаях животные зарисовывались так, что было легко ознакомиться с этими узорами и сравнить разные типы. Один из наиболее совершенных, известных мне, примеров камуфляжа глаз, наблюдается у панцырной щуки *(Lepidosteus platystomus).* Голова и передняя часть тела имеют однообразный песчаный цвет. На столь светлом фоне круглый черный блестящий зрачок без специальной маскировки выступал бы как очень заметная мишень. Интересно видеть, Каі им сравнительно простым и эффективным путем эта маскировка производится. Окраска радужины соответствует окраске головы, так что угол орбиты хорошо сливается с головой. Но и спереди и сзади зрачок

пересекается блестящей черной лентой пигмента, равной по ширине зрачку. Эта полоса, идущая поперек глазного яблока, продолжается кпереди на рыло и кзади на жаберную крышку. В обоих направлениях она постепенно бледнеет, пока не теряется, сливаясь с общей окраской тела (рис. 29,*2*). В области глаза окраска полосы

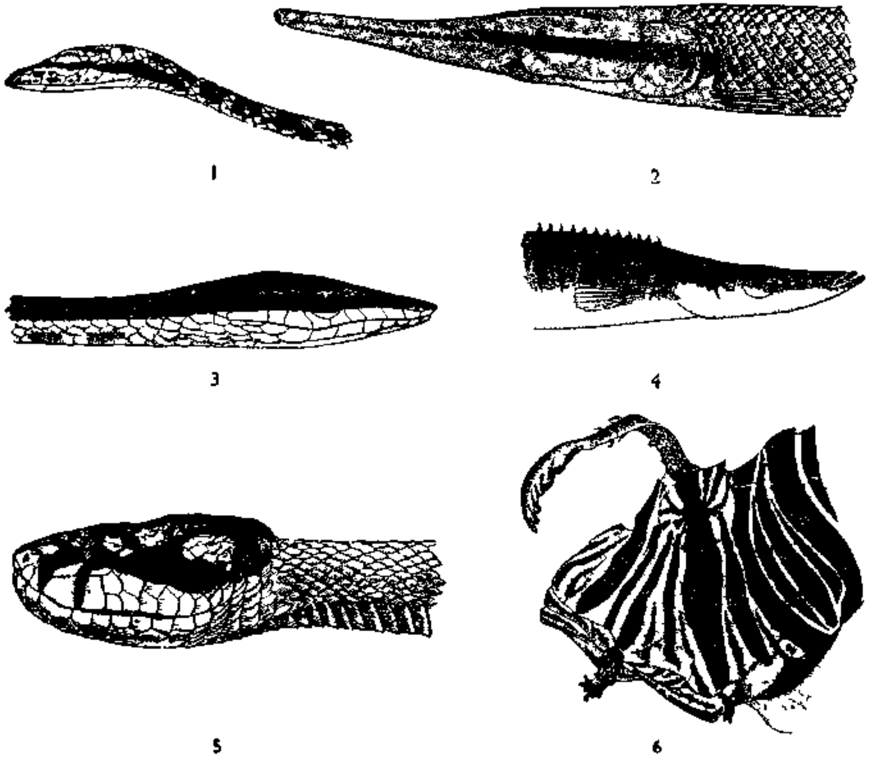


Рис 29 Типы расчленяющей маскировки глаза у разных рыб и змей:

1 — плетевидная змея *Dryophis fasciolatus*, *2* — панцырная щука *Lepidosteus platystomus*, *3* — бронзовая остроголовая змея *Oxybelis acuminatus*, *4* — морская колюшка *Gasterosteus spinachia*, *5* — ямкоголовая змея *Lachesis trigonocephalus*, *6* — красная крылатка *Pterois volitans*

наиболее темная и контур ее наиболее резко очерчен. Эта система камуфляжа имеет двойной эффект. Во-первых, полоса маскирует зрачок, у некоторых особей совершенно незаметный уже на расстоянии нескольких дюймов. Во-вторых, широкая черная резко очерченная полоса сглаживает в силу контраста более слабые полутона, например на границе глазного яблока, и таким образом маскирует не только зрачок, но и весь глаз. Значение

этой системы легко понять, учитывая хищный образ жизни этой рыбы.

Кажущаяся простота такого рисунка не должна нас обманывать; на самом деле он очень сложен. Действительно, чем детальнее их изучаешь, тем более замечательными оказываются эти системы маскировки глаза. Прежде всего, как указал Лонгли

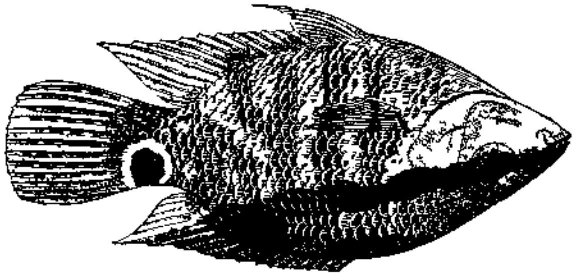


Рис 30 *Cichlasoma festivum*

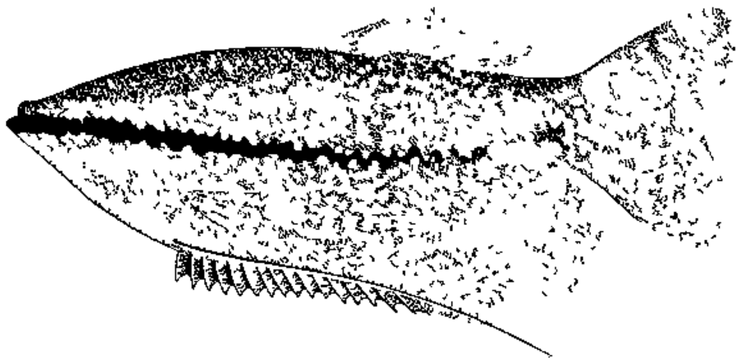


Рис 31 *Trichogaster leeri*

[348], необходимо учесть, что полоса, кажущаяся наблюдателю простой и прямой, в действительности состоит из семи пигментированных участков, расположенных на анатомически раличных элементах: по три с каждой стороны зрачка (а именно на коже головы, конъюнктиве и радужине) и одного — на самом зрачке, где темная внутренняя часть глазного яблока включается в рисунок и образует его центральное звено. Далее оказывается, что создаваемый эффект требует взаимной согласованности этих разнородных звеньев в отношении цвета, ширины, ориентации и совпадения пигментированных участков. И все же различные детали столь согласованы для взгляда наблюдателя, что иллюзия

оказывается полной. Замаскирован не только глаз, но и его движения в орбите.

Горизонтальными глазными полосами, имеющими ширину зрачка, обладает ряд других видов, как *Tnchogaster leen* (рис. 31), *Elacate nigra* (рис. 33) и *Upeneus martinicus*. У других, как *Chaetodon capistratus(\>vic.* 71), *Ch.bennetti* и *Eques lanceolatus* (рис. 11),

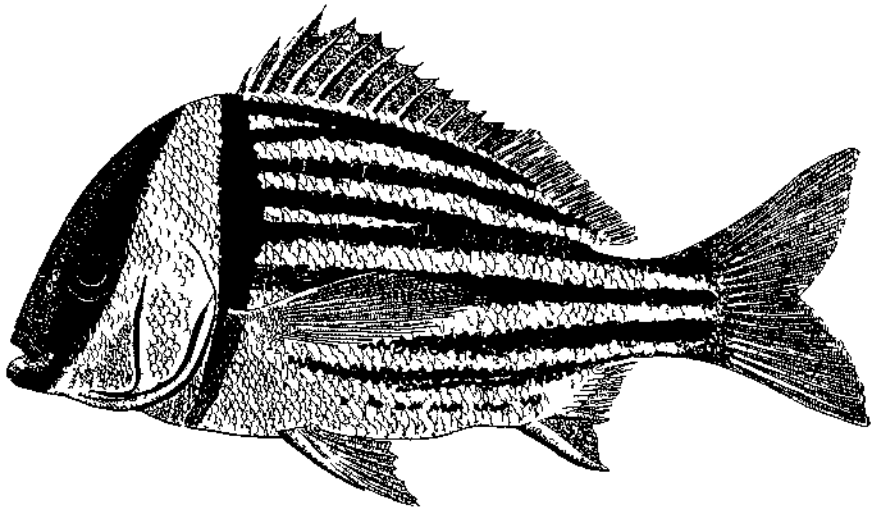


Рис 32 *Prıstıpoma vırgınıcum*

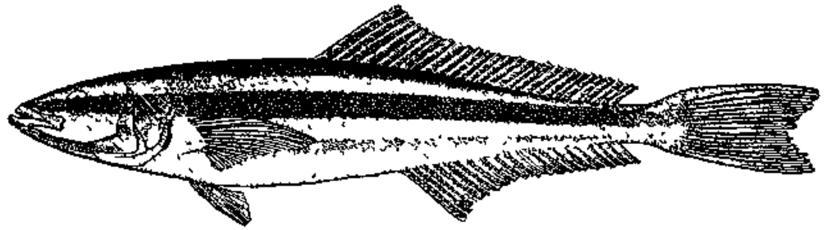


Рис 33 *Elacate nıgra*

прерывающий элемент принимает форму вертикальной полосы. Маска глаза может также быть скошенной, как у *Cichlasoma festivum* (рис. 30) и *Chilodactylus gibbosus*. Часто она имеет неправильную форму, как у *Heniochus macrolepidotus* (рис. 20). В некоторых случаях она охватывает всю орбиту, как у *Pristipoma virginicum* (рис. 32) и *Dascyllus aruanus* (рис. 19); у других форм она состоит из ряда изолированных отметин, как у *Antennarius notovhthalrnus* (рис. 73) и *Monocirrhus polyacanthus* (рис. 60);

у третьих, например у красной крылатки *(Pterois vohtans)*, налицо сложный рисунок, сходящийся к зрачку (рис. 29, *6)*.

Маскировка глаза у позвоночных других классов. Змеи дают много весьма совершенных примеров того же принципа. Вот несколько из них: *Oxybelii argenteus, Philodryas olfersu* и *Dryophis fasciolatus* (рис. 29, *1)* имеют горизонтальное расчленяющее пятно по бокам головы, по ширине примерно равное зрачку. *Oxybehs acuminatus* (рис. 29, 3) и *Thelotornis kirtlandii* имеют горизонтальную маску, нижняя граница которой проходит на уровне нижнего края зрачка, что строго соответствует системе, осуществленной у большого числа рыб, как, например, у колюшки *Gasterostem spinachia* (рис. 29, *4)*. Более обычна, однако, обратная картина, когда темная маска пересекает нижнюю чаеть глаза, имея верхнюю границу на уровне верхушки зрачка. Очень ясный и совершенный пример этого типа дает обыкновенный удав *(Constrictor constrictor* (см. фото 16, *2)*; у большого числа других форм, как, например, тигровый питон *(Python molurus), Gastropyxis smaragdina,* восточный щитомордник *(Ancistrodon blomhoffi)* и цепочная випера *(Vipera russellii)*, такой тип рисунка дает успешный камуфляж, который повторяет систему, встречающуюся у некоторых рыб, например у *Elacate nigra* (рис. 33). У других видов глаз укрыт весьма разнообразными способами. Одним из наиболее действенных является использование больших пятен темного цвета, разбросанных по всей орбите. Это имеет место, например, *yVipera superciliaris* (см. фото 14, *4), Lachesis trigonocephalus* (рис. 29, 5), *Trimeresurus gramineus* и гремучей змеи прерий *(Crotalus confluentus)*.

У ящериц явления камуфлирования глаза менее развиты и совершенны, может быть из-за наличия век. Несомненно, нужно учитывать, что наиболее специализованные и совершенные случаи камуфлирования глаза наблюдаются у животных, лишенных век, а именно у рыб, змей и кузнечиков. Тем не менее можно отметить мимоходом, что многие ящерицы, например полупалый геккон *Hemidactylus richardsoni* (рис. 64), водяная ящерица *(Physignatkus lesueurii)*, аноли *Anolis equestris,* пятийолосая мабуйя *(Mabuia quinquetaeniata)* и хамелеон *Rhampholeon spectrum,* имеют уже описанные для других групп маскирующие рисунки. У лягушек маскировка глаза состоит из темного пятна различных очертаний, расположенного более или менее горизонтально сбоку головы, и ограниченного сверху уровнем вершины зрачка. Ряд примеров такой маскировки изображен на рис. 28.

Более или менее ясно выраженные глазные полосы и пятна широко распространены среди птиц, как, например, у поползня, бекаса, среднего кроншнепа, вальдшнепа, галстушника и обыкно-

венной камнешарки. Интересно, что у многих выводковых птенцов окологлазная область обычно несет ясные и характерные расчленяющие пятна, маскирующие контур глаза. Птенцы чомги, вальдшнепа, серого кулика и обыкновенной крачки имеют глазные маски того или иного рода; хорошей иллюстрацией таких масок служит птенец галстучника, расчленяющая пятнистость

Рис 34 Вискача.

которого распространяется и на глаз. У млекопитающих пятна сходного назначения имеются у ряда форм, например у сернобыка (см. фото 17, *2*), саблерогой антилопы, газели Гранта и вискачи (рис. 34).

Маскировка глаза у прямокрылых. Замечательные аналогии с рассмотренными нами типами окраски обнаруживаются у различных прямокрылых. *Dipontkus bivittatus* из Бразилии — зеленое насекомое, коричневые глаза которого контрастируют с общей окраской тела. Здесь налицо признак, способный привлечь к себе внимание и выдать насекомое врагу. Однако разглядывая кузнечика в обычной для него неоднородной среде, мы обнаруживаем, что глаза еле заметны. Они в самом деле хорошо скрыты двумя широкими бурыми полосами. Равные по ширине глазу, эти полосы идут от глаза назад вдоль головы, распро-

страняясь далее через грудь на крылья. При виде насекомого создается впечатление, будто художник, рисуя его, нечаянно коснулся глаза, пока он еще был влажным, и смазал краску или тушь вдоль тела.

Такая система окраски заслуживала бы большого внимания даже будучи частным случаем. Но такая же схема, слегка изменяясь соответственно обстоятельствам, часто наблюдается в этой группе. Она повторяется у некоторых других бразильских видов, например *Oxybleptella sagitta.* Сходные окологлазные полосы хорошо выражены у *Adimantus brachypterus* из Парагвая, у *Oxya minor* из Танганьики, у *Oraistes punctipennis* (рис. 26, *3)* из Западной Африки и у *Gesonia mundata* из Австралии. Два последних вида — прекрасный пример рисунка, маскирующего глаза. Особенного внимания заслуживает *Oraistes punctipennis.* У этого насекомого налицо сочетание ряда приспособлений окраски, заслуживающих самого пристального внимания. Прежде всего, окраска как в отношении тонов, так и в отношении рисунка гармонирует с травянистым покровом. Во-вторых, широкая темная боковая полоса действенно маскирует глаз (с которым она совпадает по ширине и цвету), а также бедро, которое рассекается нижним краем полосы на зеленую верхнюю и желтую нижнюю половины — замечательный пример составной расчленяющей окраски. В-третьих, под темную боковую полосу введен резкий контрастный элемент в виде яркожелтой полосы, которая сглаживает менее резкую разницу в тонах между различными частями тела, а также между контурами тела и его естественным окружением.

Веки в качестве камуфлирующих ширм. Наконец, тот же результат достигается совсем иным путем у различных покровительственно окрашенных позвоночных, которые инстинктивно совсем или частично закрывают глаза при опасности быть обнаруженными врагом. В результате глаз оказывается спрятанным не в силу его собственной окраски, но благодаря векам; чешуя или перья, покрывающие веки, переносят узор окраски головы на орбиту. Этот инстинкт хорошо развит у некоторых большеглазых ночных птиц, например у белоногов *(Podargus)* и козодоев *(Caprimulgus, Nyctibius),* которые закрывают глаза либо отдыхая днем, либо при приближении опасности. Дальнейшие сведения об этом интересном инстинкте приведены в гл. 7.

Многие ящерицы прибегают к той же тактике. Например, Дарвин описывает наблюдавшуюся им в Патагонии ящерицу *Proctotretus multimaculatus,* «которая, будучи испугана, прижалась к земле, закрыла глаза и благодаря своей пятнистой окраске стала почти' неотличимой от окружающего песка» [136]. Хотя н© следует предполагать, что в такой простой реакции есть что-то

сознательное или преднамеренное, но ее действие на наблюдателя сходно с действием камуфляжа, когда уязвимая цель маскируется от аэрофотосъемки. Прилагаемый рисунок (рис. 35) головы молоха *(Moloch horridus)* изображает глаза закрытыми и камуфлированными составным расчленяющим рисунком, переходящим с верхнего века на нижнее.

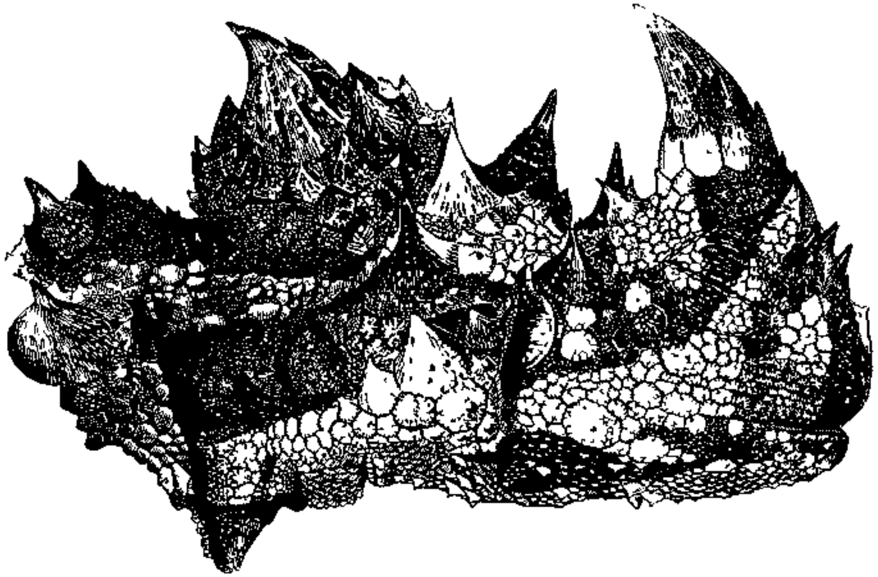


Рис 35. Голова молоха (*Moloch horridus*). Расчленяющий рисунок, маскирующий глаз.

Й этой же категории мы можем отнести еще один способ, аналогичный по функции, хотя и совершенно отличный по существу. Он встречается у насекомых, и внимание на него обратил Паультон [496]. *Gonoptera libatrix,* активная в Англии осенью и зимой, имеет довольно близкое сходство с высохшим листом, испещренным пятнами грибков. «Блестящие глаза этой бабочки могли бы выдать ее, но они во время покоя прикрыты пучком волосков, отходящим от основания усика. Когда бабочка собирается взлететь, усики направляются вперед, и это же движение подымает пучки и открывает глаза».

Практическое использование составной окраски. Совершенно ясно, что составные окраски — оптический прием, применимый с большим эффектом для уменьшения заметности крупных объектов, видимых с воздуха, или кораблей в море. Необходимо, чтобы

элементы расчленяющей окраски проходили, не прерываясь, через соседние поверхности, например корпус и верхние надстройки судна или у зданий от крыши до прилегающей земли. Многое из сказанного выше имеет непосредственное отношение также к маскировке посадочных площадок и ангаров.

СОСТАВНАЯ РАСЧЛЕНЯЮЩАЯ ОКРАСКА И ТЕОРИЯ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОЙ ОКРАСКИ

Расположение расчленяющих расцветок как по отношению к разным частям тела, так и по отношению к окружающей животное среде дает важные косвенные доказательства их биологического значения. Много было сделано попыток, в особенности Тейлором [633], объяснить окраски на основе анатомического строения.

Формулируя свой «закон строения», Тейлор пишет: «Окраска, в особенности когда она разнообразна, следует основным линиям строения и меняется в таких точках, как, например, суставы, где меняется функция». Он пытается показать, что этот принцип широко, почти универсально, применим в животном царстве. Он предполагает, например, что рисунок на морде тигра определяется расположением лежащих под кожей нервов, что рисунок змей обусловлен строением скелета — позвоночником и ребрами — и что этот же принцип определяет окраску птиц, головоногих, гусениц и многих других животных:.

Другие исследователи впоследствии обращали внимание на кажущуюся связь между окраской и строением. Линден [333] обнаружила у трех видов европейских тритонов, что полосатый рисунок, развивающийся еще до вылупления, связан, повидимому, с развитием крупных подкожных кровеносных сосудов. Мак Кук [380] сходным образом объяснял окраску различных пауков.

Что рисунок должен иметь какую-то структурную основу, так же как ее имеет любая картина,—очевидно. Но что рисунок или расцветка часто или всегда имеют какую-либо базу в предполагаемом Тейлором смысле, т. е. являются внешним и видимым выражением внутренних анатомических признаков — чем-то вроде наружной карты лежащих ниже мышц или нервов, кровеносных сосудов или костей,—в общем неверно. На самом деле рисунок часто совершенно противоречит строению. Несомненно, что рассмотренные нами рисунки не имеют никакого отношения к более глубоким структурам и нередко пересекают их.

Часто, как мы видели, эти рисунки образуют соединение между верхней и нижней челюстями, или проходят через зрачок с одной стороны радужины на другую, или через глазную щель с одного века на другое, или через пространство между сложенными отделами ноги. Рисунок не только часто пересекает или беспрепят-

ственно переходит через разные соседние структуры, но и совпадает, переходя без перерыва на соседние части тела, морфологически совсем иные. Спрашивается, какую же анатомическую основу имеет любой из этих рисунков?

Затем, мы снова и снова находим чрезвычайно различные рисунки у близкородственных животных — членов одного рода или семейства, а также рисунки, различающиеся на разных частях тела или сегментах данной особи. Сюда относятся удивительные примеры окраски змей, кошек и гусениц. Многие змеи, например цепочная випера *(Vipera russellii)* и габунская випера *(Bitis gabonica),* имеют рисунки, дорзальные элементы которых не совпадают с боковыми, и оба типа рисунка относятся друг к другу подобно неподвижной и подвижной шкалам вычислительной линейки. Явно невозможно связать оба эти типа с общей для них серией нижележащих сегментов тела.

Если полосатость тигра обусловлена его анатомическим строением, как может почти такое же анатомическое строение обусловить рисунок гепарда, пумы, леопарда и оцелота? Или если диагональные линии у гусеницы глазчатого бражника *(Smerinthus ocellatus)* обусловлены анатомическим строением, то что же является причиной продольных полос у гусеницы соснового бражника *(Hyloicus pinastri)* или поперечных полос у апосематической гусеницы *Isognathus swainsoni?*

Далее, рисунки на яйцах птиц и на ногах лягушек совершенно противоречат их общему анатомическому строению и в то же время очень тесно и весьма специфически связаны с окраской окружающей среды, как это известно всякому натуралисту. Более того, как можно объяснить анатомическим строением рисунок на крыле бабочки или пере птицы? Ведь те картины, которые они предлагают взору, как бы выложены мозаикой на многочисленных мелких отдельных структурах и зависят от их анатомических свойств не более, чем мозаика пола от нижележащего фундамента или краски картины от холста, на котором она написана.

Далее, у некоторых групп, особенно рыб и головоногих, одна и та же особь способна сменить за очень короткий срок много совершенно разных нарядов. Если какой-нибудь из них соответствует строению тела, то чему же соответствуют остальные? И обратно, как я уже показал, мы часто встречаем сходные рисунки у животных, морфологически и систематически столь разных, как кузнечик и змея или ночная бабочка и геккон.

Подведем итог. Если расчленяющие рисунки в какой-то степени зависят от строения нижележащих органов, то мы приходим к невероятному выводу, что эти особенности внутреннего анатомического строения теснее связаны с внешним видом, чем с внутренней функцией. Я хочу резко подчеркнуть, что размещение составных расчленяющих рисунков входит скорее в область компетенции эколога, чем анатома; особенности же рисунков объясняются не внутренним анатомическим строением, а внешней функцией этих рисунков. Это полное подчинение структурных элементов иллюзорной внешности, надстроенной над ними, просто поразительно и вполне соответствует задаче маскировки. Подчинение анатомического строения животных задачам создания иллюзии дает множество косвенных доказательств того, что рисунки окраски развились, чтобы обмануть зрение других животных и чтобы избежать обнаружения в природных условиях.

МАСКИРОВКА ОЧЕРТАНИЙ

Расчленяющие рисунки на поверхности объемных тел можно использовать для двух основных целей, а именно для маскировки поверхности и для скрадывания очертаний. До сих пор мы рассматривали обманчивую внешность, создаваемую на поверхности тела разных животных расчленяющими рисунками, которые нарушают непрерывность строения тела, и составными рисунками, которые соединяют отдельные части тела. Мы занимались по существу маскировкой поверхности.

Но что же происходит с краями этой поверхности, иначе говоря, с контуром животного? Конечно, можно сказать, что природа не знает контуров. Но каждое объемное тело имеет границу, отделяющую пространство, им занимаемое, от остального. И хотя эта граница сама не занимает места, она имеет опознаваемую форму и является в сущности одним из важнейших факторов, позволяющих распознавать любое знакомое тело. Отсюда следует, что камуфлированию очертаний тела, так же как и контуров конечностей, глаз и других уже рассмотренных структур, должно уделяться особое внимание в любой схеме камуфляжа.

Рисунки, расчленяющие контур. Рисунок может быть использован для расчленения непрерывного контура, так же как и для расчленения непрерывной поверхности. Теоретические предпосылки этого вопроса были тщательно изучены Дж. Моттрамом [424]. Вообще говоря, скрадывание очертаний достигается, когда контрастирующие элементы расцветки прерываются на краю или у края (наоборот, контур выступает более отчетливо, если рисунок совпадает с границей контура). Существенно для целей маскировки то, что рисунок должен пересекать контур, а не итти параллельно *ему.*

Этот принцип иллюстрируется простыми схемами на рис. 36. У каждой из представленных шести фигур одна половина площади белая, а другая — черная. Если их рассматривать с постепенно увеличивающихся расстояний, то для каждой фигуры

можно найти расстояние, на котором белые и черные участки сливаются, образуя однородный серый тон, «среднее» между черным и белым. Примерно на этом же расстоянии сами фигуры также исчезнут, слившись с серым тоном фона. Но это расстояние будет разным для каждой фигуры. Оно будет бо́льшим для левой из каждой пары, в которой линии рисунка идут вдоль края, и меньшим для соответствующей правой схемы, у которой рисунок прерывает край фигуры.

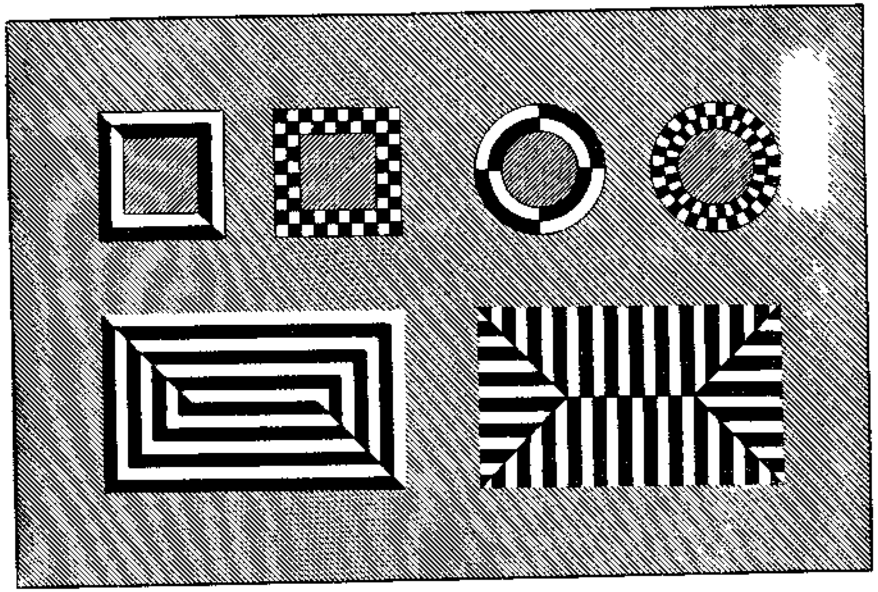


Рис. 36. Парные схемы, иллюстрирующие использование расчленяющей окраски для маскировки контура.

В природе расчленяющие рисунки, прерывающие контур, встречаются во многих классах животных и, несомненно, играют свою роль в проблеме камуфлирования, маскируя контуры тела или конечностей. Этот же принцип, конечно, находит широкое применение на войне в расчленяющей раскраске судов, танков, ангаров и других объектов. Хорошо известны примеры жирафы и зебры, рисунок которых состоит из темных и светлых полос и пятен, всегда пересекающих очертания тела (рис. 37).

При некоторых условиях, а именно на ярком солнечном свете и на открытой местности, зебра достаточно заметна. Но в сумерках, когда она может подвергнуться нападению, и на местности,

покрытой растительностью, она оказывается одним из наименее заметных объектов охоты. Уайт, хорошо знакомый с этими животными и утверждавший, что он видел «тысячи и тысячи» зебр на разных фонах, пишет: «Во всяком случае, на описанном выше фоне зебра заметна меньше всех других животных. Белые и черные полосы так сливаются с растительным покровом, что зебра абсолютно незаметна даже с самых близких расстояний. Не раз бывало, что не только Кеннингем и я не могли увидать их на расстоянии всего 40—50.и, но даже и Конгони признавался, что

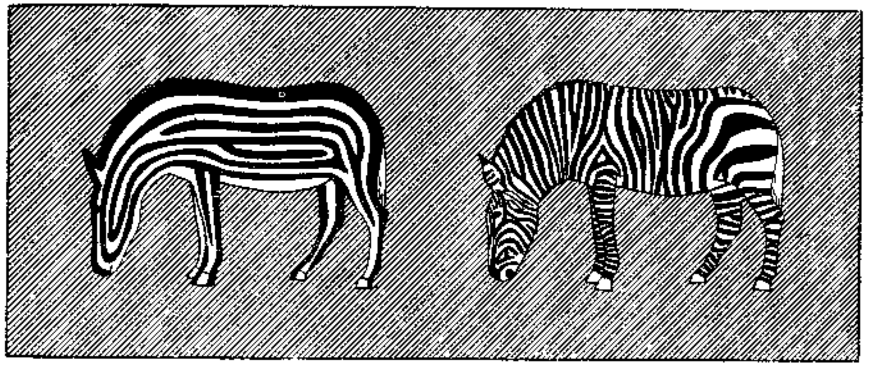


Рис. 37. Приложение принципа, показанного на рис. 36.

бывал обманет. А Конгони был самым зорким из многих остроглазых туземцев, с которыми мне пришлось иметь дело. Взмах хвоста или движение головы, вот что было всегда первым сигналом для нас. А местность была столь открытой, что мы могли видеть антилопу или гну на расстоянии до 200 .и» [666].

Несколько лет назад профессор Гарди обратил мое внимание на интересную зрительную иллюзию, которая может иметь некоторое отношение к этому вопросу. Если сравнить схемы, изображенные на нижней половине рис. 36, то видно, что «зебровый» рисунок кажется крупнее второго. Можно предположить, что, изменяя кажущийся размер зебры, а отсюда и предполагаемое расстояние, полосы приводят хищника к ошибке при прыжке.

Воган Кирби так описывает скрадывающее действие окраски жирафы: «Таинственность их исчезновения просто поразительна. Я часто подбирался к ним, и если в этот момент какой-либо другой объект отвлекал на несколько мгновений мое внимание, то, взглянув снова, я видел, что они исчезли. Не просто скрылись, отойдя на какое-то расстояние, но буквально исчезли, пропали, как дымка тумана при восходе солнца. Сколь

)то ни кажется странным, немноше животные так легко исчс !ают из вида, если на мгновение отвлечь от них свое внимание» **[311].**

Мною примеров, подтверждающих JTOT принцип, известно среди птиц, ящериц, змеи, ля1ушек и рыб, а также среди различ ных к 1ассов беспозвоночных. Среди бабочек, например, этот способ находит выражение в клетчатом и ш полосатом рисунке края нижней поверхности крыла, а особенно в рису нке выдающейся костальной области и вершины переднего крыла, которая, как уже указывалось, нередко является единственной частью, выстав1енной в по южении покоя. Οτο хорошо видно у репейницы *(Pyrameis cardui),* крапивницы (T *anessa nrticae),* сеыелы *(Satyruz semele)* и краеглазки-эгерии *(Paraige egena).*

У многих ночных бабочек наружный край переднего крыла разрисован в соответствии с этим принципом. У видев, отдыха ющих на коре, как совки *Agrwpis apuhna, Dipktera om ion* и совковидка *Polyploca ndens,* такие рисунки особенно эффек гивны и, несомненно, усиливают трлдпость распознавания, на рушая правильность контора крыла.

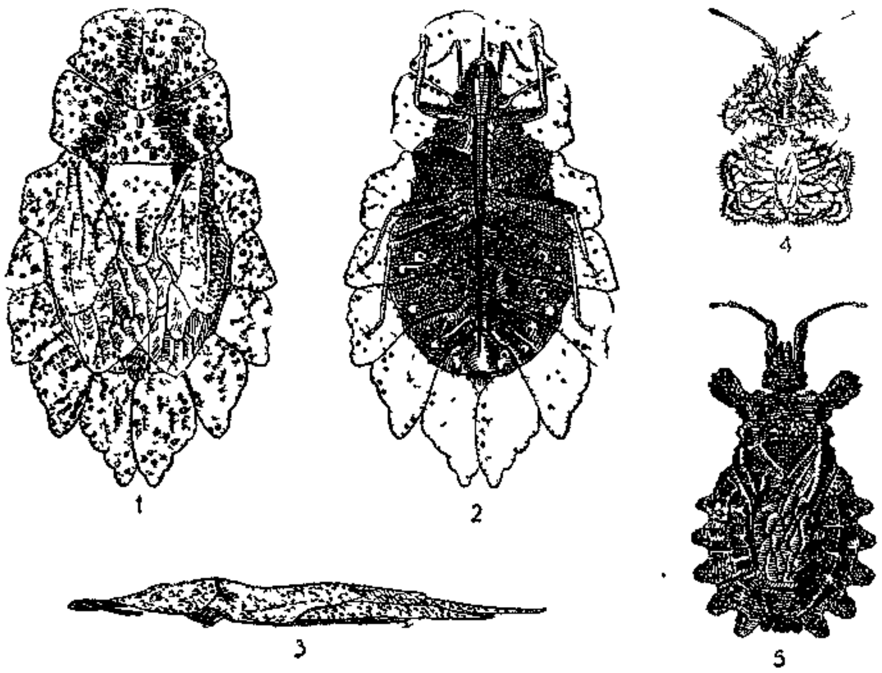
Здесь нужно }помянуть о «зебровой» расцвехке, часто принн маемой каракатицей *Sepia officinalis.* В этом состоянии темнобуран центральная часть спины окружена широкой по юсои, по кото рои радиальпо проходят не вполне лравитьные темные и светлые полосы. Расчленяющий аффект, достигаемый таким путем, не менее замечателен, несмотря на то, что, в отличие от эффекта окраски зебры, он представляет собой временное проявление действия сложного хроматофорного механизма.

Мы можем мимоходом отметить здесь очень интересный факт, который будет итлюстрировар 1пиже, а именно, что в случаях К01да необходима не маскировка, а, наоборот, заметность, исполь зуется противоположный принцип с совершенно обратным действием, при этом узор идет вдоль контура тела, а не поперек.

Это выставление напоказ осуществляется ярко окрашенными задними крыльями бабочек со «вспыхивающей окраской», каковы, например, ленточница *Cntocala ele^ta* и совки *Tnphaena pronuba* и *Isognathus scyron.* Тот же способ повторяется у саранчевых, например у кобылки *Oedipoda miniata,* и полужесткокрылых, например у *Fulgora spinolae,* у которой перепончатые задние крылья демонстрируют яркую' окраску во время полета.

Более тою, сходный внешний эффект обнаруживается в демонстративной окраске многих апосематических животных. Так, у скунса, зориллы, саламандр и многих бабочек из групп данаид и геликонид, а также у многих других форм рисунок выделяет контур тела или подчеркивает край крыла.

Неправильная форма контура. Многие животные обладают некотерыми характерными признаками контура, сильно облегчающими распознавание с помощью зрения, речь идет о прави 1ьиости формы, повторении деталей и симметрии. Отсюда с1едует, что всякое средство, нарушающее или скрывающее эти признаки,



Р и с 38 Специализованное криптическое сходство у короподобных к юпов
1 2, 3 — *Phloea subquadrata* вид сверху, снизу и сбоку, 4—*Craspedum phyllomorphum* 5 — *Dysodius lunatus*

увеличит трудность обнаруживания. V многих из наиболее со вершенно камуфлированных животных эта проблема была "раз решена изменением самого контура. Фактически мы видим у жи вотных два взаимно дополняющих способа маскировки этих при знаков. В некоторых случаях, подобных уже упомянутым, контур маскируется расч геняющим краевым рисунком, в других, которые будуг рассмотрены в этом разделе,— неправильной формой края. Первый способ зависит главным образом от оптической иллюзии, во втором случае речь идет об изменении структуры.

^Этот способ можно прекрасно иллюстрировать примером баоочки ухлокрыльницы *(Polygonia c-album* (рис. 21, *2),* наружные края крыльев которой очень неправильны, что в

природных условиях прекрасно укрывает насекомое в положении покоя. То же имеет место у многих ночных бабочек, как *Gonoptera lihatrix, Selenia lunaria* и *Phlogophora meticulosa.* Весьма замечательным примером является *Draconia rusina* (см. фото 27, *1*). Это насекомое не только обладает крыльями с глубоко и неправильно зазубренными краями, как будто объеденными или случайно обломанными, но и украшено пятнами, очень верно симулирующими частично скелетнрованный лист. Еще более замечательна внешность клопа *Pephricus fragilis,* напоминающего сухой, скелетированный, безжизненный лист, причем дело зашло так далеко, что о насекомом по существу нельзя сказать, есть ли у него какой-либо контур. Обманными модификациями контуров сходного типа обладают листоподобные прямокрылые: саранчевое *SyStella rafflesii* и кузнечик *Tanusia picta,* у которых надкрылья кажутся частично объеденными или обломанными.

Эти и многие сходные случаи неправильных очертаний относятся скорее к числу явлений, объединяемых в разделе «Специализованное сходство» и рассматриваемых ниже, ибо они составляют переход к модификациям, имитирующим особые свойства среды. Это приспособление имеет, таким образом, и *общую—скрадывающую* и *специализованную—обманную* функцию. В качестве дальнейших примеров этого принципа здесь необходимо jпомянуть лишь удивительно эффективную водорослеобразную завесу или бахрому вокруг челюстей морского чорта *(Lophius piscatorius);* имитирующие кору расширения хвоста геккона *Phyllarus platurus;* листоподобные расширения конечностей богомола *Gongylus gongyloides;* глубоко зазубренные края тела крайне уплощенных корообразных клопов *Dysodius lunatus, Phloea subquadrata* и *Craspedum phyllomorpkum* (рис. 38) и шипообразные иглы некоторых палочников, например *Acanthoclonia saevissimus.*

РИСУНОК ФОНА; ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РИСУНКОМ, ПОЗОЙ И СРЕДОЙ

Мы теперь подходим к другому аспекту расчленяющей окраски, особенно частому у животных, обычно отдыхающих на относительно постоянном фоне. Мы видели, что в своем наиболее грубом и неспециализованном состоянии покровительственный рисунок служит для расчленения формы животного на ряд более или менее контрастных цветных пятен, форма которых произвольна. Если очертания этих пятен не выдают глазу истинной формы тела, на которую они нанесены, то они и не заставляют обязательно предполагать нечто совсем другое. Поскольку дело касается маскировки, это, может быть, не играет большой роли при очень пестрой среде, ибо такие пятна нарушают подлинные форму и контур, не будучи сами но себе чрезмерно

заметными. Однако следующий шаг к незаметности — такое положение, когда расчленяющий рисунок более или менее близко напоминает тот фон, на котором животное нормально может быть видимо, как это бывает, например, у многих ночных бабочек, птиц и рыб. Эти животные точно воспроизводят на своем теле детальную раскраску обычного фона обитания •— коры или лишайника, травы или вереска, коралла или морских водорослей, — и благодаря этому в неподвижном состоянии крайне незаметны.

На войне, как и в нрироде, такие способы в особенности применимы для неподвижных объектов, например для наблюдательных пунктов, или же для предметов, видимых на фоне определенной конфигурации. Эти типы окраски отличаются от расчленяющих, будучи скорее реалистичными или декоративными, чем абстрактными или произвольными, С их помощью можно но только «переодеть» предмет, но и сделать незаметным пятно, образуемое этим предметом на своем фоне, и сделать таким образом этот предмет невидимым.

Я не собираюсь обсуждать здесь этот тип окраски, потом\ что проблема в целом неоднократно рассматривалась многими авторами и подробно разобрана Тайером в его монографии «Покровительственная окраска в мире животных» [619]. Но один или два вопроса имеют большое значение и интерес, и о них следует сказать несколько слов.

Во-первых, в однотипных условиях одинаковая схема расчленяющего рисунка используется животными весьма отдаленных групп, и в то же время родственные формы, живущие в различных условиях, часто принимают характерную криптическл ю внешность, которая соответствует их собственному местожительству и образ} жизни. Адаптивная конвергенция проявляется в окраске многих животных, связанных соответственно с лесной подстилкой, стволами деревьев, торфяниками и болотами, галечниками и скалами, водорослями и кораллами. Например, полосатый рисунок, похожий на траву,— обычный наряд многих птиц, гнездящихся в траве, как луговой конек, коростель, пере'пел и гага; живущих в траве лягушек, как нильская лягушка *(Rana mascareniensis)* в Восточной Африке и *Hyla nasuta* в Квинсленде; различных продольнополосатых ящериц, живущих на земле, подобно восточноафриканской пятиполосой мабуйе *(Mabuia quivquetaeniata),* а также бесчисленных гусениц и прямокрылых. Очень интересны в этом отношении гусеницы бабочек, питающиеся хвоей сосен и елей, живущие сведи хвои и в соответствии со своим полосатым фоном одетые в расчленяющий полосатый наряд,— приспособление, выработавшееся независимо у ряда неродственных форм, например у соснового бражника *(Hyloicus pinastri),* совки *Panolis griseo-variegata* и пяденицы *Thera variata,*

Но еще более замечательно соответствие между окраской и конфигурацией фона, наблюдаемое у гусеницы ориентального бражника *Leucophlebia lineata.* В противоположность огромному большинству своих родичей, которые имеют диагональные расчленяющие рисунки, эта гусеница обладает резкими беловатыми продольными полосами, тогда как диагональный рисунок полностью отсутствует. Ее инстинкты также сильно отличаются от таковых у родственных форм. Белл и Скотт указывают, что она питается на травах (злаках), «которые не являются пищей ни для каких других гусениц бражников» [44]. Такие случаи рисунка, соответствующего фону, граничат с более специализованным состоянием, при котором сходство идет еще дальше: животное как бы симулирует какой-либо определенный предмет своей среды—стебель травы, лист, кусок коры, кусочек лишайника, сучок, камень, цветок, гидроидный полип или экскремент птицы.

Обратно, адаптивная радиация окраски, примеры которой даны в гл. 1 и 20, обнаруживается в рисунках, встречающихся у представителей многих групп. Приведем здесь один пример: Тилльярд [624] указал, что большинство личинок стрекоз, живущих скрытно в песке, иле либо среди каменистых россыпей, имеют однотонную окраску без рисунка. С другой стороны, личинки, живущие на дне рек или среди водорослей, имеют покровительственный рисунок, хорошо прячущий их как от врагов, так и от добычи. Такой рисунок появляется преимущественно у видов, живущих открыто и поэтому особенно нуждающихся в маскировке; кроме того, набор цветов хорошо соответствует среде. Так, обитатели дна, например большинство представителей подсемейств *Corduliinae* и *Libellulinae,* имеют светлобурую окраску с темнобурым и оливковым рисунком; обитатели водорослей, например многие представители семейств стрелок *(Agrionidae)* и лютки *(Lestidae),* имеют желтую, зеленую или оливковую окраску с темнобурым или оливково-зеленым рисунком: личинки, живущие на стеблях тростников, подобно многим *Brachytronini,* могут быть темнобурыми или черными с более или менее выраженной вторичной утратой рисунка; другие, живущие на скалах, черны, серы или буры, соответственно окраске своего окружения.

Во-вторых, можно сказать, что близкое сходство с рисунком определенной среды характерно лишь для животных, экологическая ниша которых очень узка или ограничена определенным видом кормового растения, определенным местом отдыха или местом размножения. Иными словами, специализованный криптический рисунок связан со специализацией инстинкта; вообще говоря, он не встречается среди более подвижных, широко распространенных или неспециализованных видов. Эта связь между

окраской, инстинктом и средой наблюдается во многих группах животных и проявляется во всех типах среды. Например, говоря о самоанских рыбах, Лонгли [346] отмечает: «В общем можно сказать, что *чем* больше распространение рыбы ограничено определенной средой ИЛИ чем чаще она в этой определенной среде встречается, тем яснее окраска рыбы воспроизводит цвет, доминирующий в ее среде». Правильность этого положения полностью подтверждается и в более специализованных случаях, где подражание общему фону уступает место сходству с определенным предметом (см. часть III).

В-третьих, подражание фон}' часто связано со специальны*! поведением и инстинктами, действие которых заключается в том, чтобы привести рисунок в соответствие окружению. Часто сам рисунок приспособлен к нормальному положению своего носителя. Таков рисунок окраски морского ангела, у которого поперечные темные линии разделяют противозатененное тело на ряд вертикальных темных и светлых полос, несомненно гармонирующих с фоном речных водорослей, среди которых этот вид живет. Вертикальные полосы тигра — параллельный пример в совершенно других условиях обитания.

Интересный пример был описан из Чако Керром [307]. Он пишет: «Многие южноамериканские бабочки имеют на нижней поверхности крыльев отчетливый рисунок из светлых и темных полос или удлиненных пятен, расположенных так, что они оказываются почти вертикальными, когда бабочка принимает положение покоя. Вспоминаю одно прохладное утро на реке Пилькомайо, когда я был совершенно ошеломлен, внезапно обнаружив, что еще мокрая от росы трава вокруг меня была покрыта тысячами этих бабочек, сидевших на стеблях; светлые и темные полосы на их крыльях настолько идеально соответствовали общему распределению света и тени в траве, что я их совсем не замечал до этого мгновения».

Многие бабочки, отдыхающие на коре, иллюстрируют этот же принцип, поразительно сочетая приспособительную окраску с приспособительным поведением в отношении выбора определенных мест отдыха. Бражник *Xanthopan morgani* из Восточной Африки прекрасно замаскирован узором на передних крыльях, замечательно воспроизводящим рисунок коры казуарины (см. фото 21). Темная диагональная расчленяющая окраска прекрасно сочетается с косым положением крыльев, так что в естественном состоянии покоя полосы идут почти параллельно друг другу. Бабочка инстинктивно располагает свое тело вертикально, так что рисунок крыльев совпадает с имитируемым рисунком коры. Вдобавок насекомое плотно прилегает к поверхности, почти устраняя предательскую тень. Таким образом, мы встречаемся с любопытным фактом, что действительные тени скрыты и создайте

тени лижные. В любом ином положении (за исключением поло жения головой вниз) насекомое было бы гораздо более заметным, чем в своей естественной позе.

Однако еще больший интерес представляют случаи, когда такой эффект достигается посредством специальной адаптивной ориентации. У многих бабочек, подобно пяденице *Иг/hernia leucophaeria,* расчленяющие элементы рисунка расположены так, что, если крыльг находятся в состоянии покоя, темные полосы,

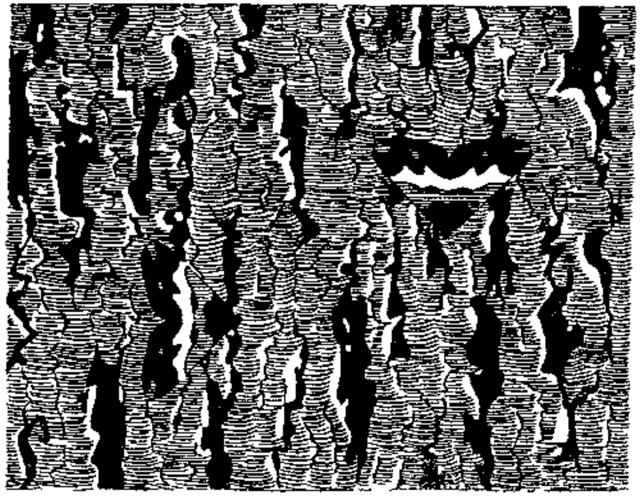


Рис 39. Схема, показывающая связь между заметностью и совпадением рисунка с фоном у бабочки с поперечным рисунком крыла

имитирующие тень, идут под прямым углом к телу. Сидя на коре, такое насекомое будет более заметным при вертикальном положении тела, чем при расположении его под прямым углом к оси дерева. Гамм [227] сделал интересное наблюдение, подтвержденное затем многими другими натуралистами, что у этого вида, как и у *Tephrosia biundularia* и *Eupithecia abbreviate,,* большинство особей отдыхает именно в, этом положении, приводя таким образом горизонтальные полосы на своих крыльях в соответствие с вертикальными трещинами и тенями коры (рис. 39).

Яркий пример этого правила был недавно описан из Новой Зеландии Корнсом [106], обнаружившим, что ночная бабочка *Venusia verriculata* обычно принимает положение, в котором параллельные бурые пятна на ее крыльях приходят в соответствие с параллельными жилками мертвых листьев однодольного растения *{Cordyline austrahs),* на которых она скрывается днем.

Замечательная фотография австралийской пяденицы *Syneora silraria,* опубликованная Никольсоном [440], прекрасно иллюстрирует этот же прием, тогда как хорошими примерами среди видов Британских о-вов являются пяденицы *Eucosmia certata* и *Boarmia gemmaria* {см. фото 23).

Этот инстинкт достигает максимального совершенства среди итиц, подобных козодоям, белоногам и выпям. Так, например, обитающая среди тростников европейская выпь имеет на горле и груди нерья желтого цвета, испещренные вертикальными черными полосами так, что когда птица принимает хорошо известное кринтическое положение, с обращенной к врагу грудью, с вытянутой спиной и вертикально поднятым клювом, темные полосы изумительно cHMjJiiipjroT темные промежутки между стеблями тростника, тогда как сами стебли имитируются светложелтым основным цветом.

Это приведение рисунка в соответствие с окружающей средой чрезвычайно интересно еще и потому, что здесь мы видим развитие принципа составной расчленяющей окраски.

В последнем случае окраска так сочетается с положением покоя, что составной рисунок проходит через смежные поверхности тела, отвлекая таким образом внимание от их контуров и маскируя пространства между ними.

При этом *инстинкт так связан с рисунком, что достигается система окраски, -гармонирующая с окружаюгцей средой;* это затушевывает контуры тела и его границы со средой.

Крайнее развитие этого принципа наблюдается *у* животных, которые делают еще один шаг вперед и создают фон, напоминающий их самих (см. гл. 21), а также у форм, подобных паук> *Ariamnes gracillima,* который держит свой кокон так, что паук и кокон вместе напоминают тонкую прямую палочку.

Глава 6

МАСКИРОВКА ТЕНИ

До сих пор я пытался показать, как окраска и юн, свет и тень, форма и контур, только благодаря которым живое существо и выделяется среди окружающих предметов, по которым оно и может быть замечено и распознано, изменялись, ослаблялись и стушевывались у многих животных так, чтобы создать обманчивый внешний вид, облегчающий маскировку. Н}жно помнить, что сглаживание или стушевывание создается благодаря уничтожению различий в цвете, ослаблению различий в оттенках, появлению более или менее развитых рисунков и подмене истинного рельефа мнимым. Природа применяет те же основные принципы, которыми пользуется художник, когда пишет картину. Но поскольку целью природы является скорее *укрыть,* чем *открыть,* скорее замаскировать свои произведения, чем выставить^ их для обозрения, то одни и те же принципы употребляются с противоположным эффектом.

Рис. 40 Пример надписи с помощью тени.

Предположим теперь, что мы попросили художника изобразить одной краской какой-либо предмет, отказав ему при этом в праве употреблять свои основные технические средства: дпференцировку тонов, светотеневой рельеф, выражение формы контуром и перспективу. Тогда у него останется одно последнее средство изобразить предмет, который он не может нарисовать непосредственно: он может нарисовать его тень. Именно этот прием часто употребляется при изображении букв для целей рекламы (рис. 40). Изображаются не буквы, но тени, отброшенные на плоскую поверхность объемными буквами, имеющими окраск} фона и поэтому невидимыми: тем не менее прочесть надпись очень легко.

В пестрых конфигурациях, которые глаз видит в природе, тени играют выдающуюся роль, точно так же, как они являются важным элементом композиции живописного ландшафта или деталей аэрофотоснимков. В условиях сильного освещения, в особенности на солнечном свете, тени, отбрасываемые разными пред-

метами, моі)'т быть и заметными по тонj и характерными по форме. Что касается *криптических животных, то тень будет, в общем, бо.гее заметной, чем отбрасывающее ее (животное.* То же, конечно, относится и к камуфлированным сооружениям, тени которых часто бросаются в глаза, если не были приняты меры для их устранения.

Следует иметь в виду, что ни одно из маскировочных средств, рассмотренных нами выше, ничуть не помогает устранению предательских темных пятен, которые сопровождают разных животных при движении и выдают их в положении покоя. Но потребность в маскировке настойчива, а природа многостороння и изобретательна в своих приемах. Она пытается преодолеть и эту трудность, и мы теперь вкратце рассмотрим, каким образом можно спрятать или уничтожить тень, эту назойливую и нежелательную спутницу.

Характер отброшенной тени зависит, в числе других факторов, и от характера поверхности, на котор}ю она падает. Тень, падающая на ровную поверхность (например, на ровный песок, на обнаженную землю или на стену), имеет правильную и характерную форму. Тень, отброшенная на неровную поверхность (на неровную почву или кору), в большей или меньшей мере теряет непрерывность своих контуров. Отброшенная на многочисленные неправильные поверхности, лежащие под разными углами и на разных уровнях (как это бывает среди травы, кустарников или листвы), тень сильно ослабляется рассеивающими поверхностями и бликами света, отраженного окружающими предметами.

В силу этого тень особенно опасна для таких животных, как многие ящерицы, птицы, дневные и ночные бабочки, которые обычно отдыхают на открытых и относительно плоских поверхностях скал, стен, древесных стволов и на голой земле. А поскольку тени обычно лучше всего заметны с воздуха, «с высоты птичьего полета», то устранение тени становится жизненно необходимым для укрытия от зорких воздушных врагов — птиц. Задача устранения тени разрешается разными любопытными способами, из которых одни заключаются в изменении строения, а другие — в изменении положения тела и инстинкта.

МАСКИРОВКА ТЕНИ У ЖИВОТНЫХ ПРИ СЖАТОЙ С БОКОВ ФОРМЕ ТЕЛА

Хорошо известно, что многие бабочки, обычно отдыхающие го сложенными вертикально над телом крыльями, ориентируют тело по отношению к солнцу так, что тень, отбрасываемая крыльями, превращается в незаметную линию. Значение этого гелиогропического инстинкта заключается в том, что при любом другом:

положении крылья отбросят на землю тень, которая гораздо более заметна, чем само насекомое. Этот инстинкт наблюдался у *Melanitis ismene* на Цейлоне и был специально изучен Лонгстаффом [352, 353], который описал гелиотропизм также у индийской краеглазки *Pararge shakra* и у различных британских глазков *(Satyridae).* В Африке то же явление было описано Суиннертоном [610] как случайное у *Acraea* и *Amauris* и постоянное у всех видов *Charaxes,* которых он наблюдал. Суиннертон обратил внимание также на другой критический эффект этого же инстинкта, который не только сводит до минимума тень, но в то же время обусловливает затенение крыловой пластинки тенями жилок крыла. При любом другом положении крыло на солнечном свете казалось бы или сияющей яркой поверхностью или бросающимся в глаза темным силуэтом.

В качестве аналогичного примера из совершенно иной группы животных интересно отметить, что этот же тип приспособительного поведения отмечен и у некоторых гнездящихся на земле козодоев. Так, Фейрберн наблюдал в Нигерии самку вымпелокрылого козодоя *(Macrodipteryx longipennis),* которая сидела на гнезде вечером, «обратив голову к солнцу, садящемуся на западе. На следующее утро эта же птица сидела, обратив голову к солнцу, встающему на востоке...» (По Баннерману [18].) Сходные наблюдения были проведены над европейским козодоем *(Caprimulgus enropaeus europaeus).* Насколько широко распространен инстинкт гелиотропизма у этих птиц, могут показать лишь дальнейшие наблюдения, весьма необходимые не только на гнезде, но и в другое время при отдыхе на земле.

Но вернемся к маскировочным средствам бабочек. У разных видов глазков *(Satyridae)* сходное укрытие от врагов достигается замечательным инстинктом наклонения тела в одну сторону. Угол наклона различен у разных видов: у *Epinephele ianira* он равен 15—30°; у *Epinephele hyperanthus* —20°; у краеглазки-эгерии *(Pararge egeria)* и краеглазки-мегеры *(Pararge megaera)* — 25°; у семелы *(Satyrus semele)* — 40° или даже 50° [352]. Лонгстафф наблюдал тот же инстинкт наклона: у индийского *Mycalesis indistans* под слабым углом, у *Hipparchia parisat's* под углом 20—30°, у *Aulocera swaha* 45—50°; одна наблюдавшаяся им особь меняла позу трижды, каждый раз увеличивая угол наклона.

Не следует полагать, что эти инстинкты — случайные реакции, не связанные с солнечным светом или с врагами. Наблюдения показывают, что ориентация и наклон непосредственно связаны с необходимостью маскировки. У одной и той же особи может наблюдаться наклон вправо и влево [352]. Изучая английских глазков, Лонгстафф удостоверился, что наклон чаще наблюдался на солнечном свете, чем в тени. Имеются доказательства, наличия гелиотропизма и у видов *Charaxes,* в особенности, когда к бабочкам приближаются [610]. Так, например, когда Суиннертон замахнулся на особь *Charaxes neanthes,* сидевшую на земле, она сразу «быстрым небольшим движением» приняла гелиотропическое положение. В подобных случаях, следовательно, мы имеем определенные критические позы, применяемые в периоды опасности и, таким образом, аналогичные специально принимаемым критическим позам других животных, например авдоток, выпи и белонога.

Быть может, сильнее всех наклоняет крылья зеленая бабочка-хвостатка *Thecla (Callophrys) rubi,* которая, по наблюдениям Пультона, наклонялась на одну сторону так сильно, что казалась просто лежащей на листе [506]. Действие этого инстинкта заключается в том, что крылья более или менее *покрывают и заслоняют отбрасываемую ими тень.* По существу эти крайние случаи представляют собой тип поведения, ведущий ко второй категории •фактов, которые мы теперь рассмотрим: к животным, тело которых от природы сплющено, то есть сдавлено в горизонтальной плоскости.

МАСКИРОВКА ТЕНИ У ЖИВОТНЫХ УПЛОЩЕННОЙ ФОРМЫ

Различные животные, сплющенные в дорзовентральном направлении, преодолевают трудность, инстинктивно прижимая крылья или тело к поверхности, на которой они- находятся, так что их тень полностью прикрыта критической поверхностью тела.

Прекрасный пример — бражник *Xanthopan morgani,* сфотографированный автором в естественном положении покоя на стволе казуарины в Бейре (см. фото 21). Многие неродственные друг другу ночные бабочки обладают этим инстинктом. Для видов, отдыхающих на земле, это наблюдалось Лонгстаффоч [352], который обнаружил, что *Harnanumida daedalus* па берегах Замбези отдыхает с распластанными и тесно прижатыми к илу крыльями. В несколько ином выражении этот же инстинкт встречается у ночных бабочек, мимикрирующих экскременты, например у видов *Stenoma* из Гвианы, о которых Хингстон сообщает, что они сидят с широко распростертыми и прижатыми к поверхности листьев крыльями [265].

У некоторых песчаных крабов, например *Ocypoda ceratophthalma,* поведение которого я наблюдал в Португальской Восточной Африке [109], тот же результат достигается иным путем. Будучи искусными землекопами и ведя по преимуществу ночной образ жизни, эти интересные обитатели тропических побережий обычно ищут спасения от врагов, убегая в овои норы или, при особой опасности, бросаясь под защиту рифов. FTo если особь

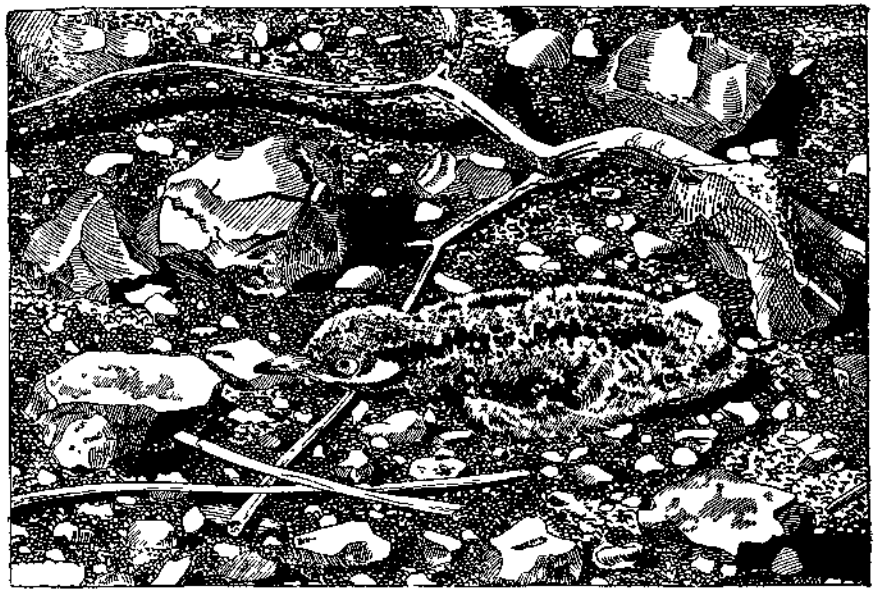
застигнута вдали как от своего .шюва, так н от рифа, так что отступление туда невозможно, то краб удирает от врага, исполъзуя быстроту и запутывая след совсем так, как это делает преследуемый заяц. Убежав от преследователя или перехитрив ею, краб внезапно -резко останавливается и стремительно зарывается в песок. В Бейре я много раз выпускал плененного краба на берег, лишенный укрытий, чтобы понаблюдать, как он с предельной скоростью отбегает на небольшое расстояние, а потом внезапно начинает мощными и быстрыми движениями рыть норку, в которой он кажется слившимся с песком. Иногда краб действительно полностью исчезает, и на поверхности остаются только глаза. Но часто это существо даже не дает себе труда прикрыться песком, а просто прячется в след от ноги или какое-либо другое углубление. В этом положении критическая окраска делает почти невозможным его обнаружение на расстоянии не скольких метров, и крабы инстинктивно полагаются на спасение этим путем. Алькок [2] отмечает, что этот инстинкт применяется тем же видом в Кардамуме, на Лаккедивских о-вах, где он наблюдал, что краб «просто забивается в углубление и сидит там совершенно неподвижно, напоминая камень, полузасыпанный песком».

Но если эти крабы бегут куда-нибудь, они высоко поднимаются от земли на своих длинных ногах. В таком виде на солнечном свете или, в особенности, при свете луны, они действительно оправдывают свое прозвище «крабов-призраков», ибо в то время, как они сами едва видны, благодаря сходству их окраски с окраской песка, их тени, быстро и бесшлыно снующие взад и вперед по берегу перед непрошенным гостем, очень заметны. Каждому, кто наблюдай этих крабов в природе, ясно, чти их способность инстинктивно избирать углубление для того, чтобы спрятаться в нем, или убегать от врага для того, чтобы выкопать ямку,— эффективное средство маскировки, но не столь самого краба, сколь его чересчур заметной тени.

Эти инстинкта, образующие основные средства обороны краба, вполне сравнимы с хорошо известным инстинктом затаивания, свойственным птенцам многих птиц, вроде кулика-сороки и галст> пшика. Инстинкт этот достигает наивысшей степени у авдотки *(Burhinus oedicnemus):* при тревоге птенцы (рис. 4!) и даже взрослые птицы распластываются неподвижно на голой, покрытой галькой земле, вытянув вперед шею. В этом положении видна только крпптическая спинная поверхность, тогда как тень становится относительно незаметной.

Сходная тактика существует также среди млекопитающих. Силус [562] указывает, что мелкие африканские антилопы из родов *Rhapkirerus, Ourebia* и *Cervicapra,* зафиксировав глазами незнакомый предмет, прижимаются к земле и лежат с вытя-

HjTOii шеей. Кирби [311] пишет: «Очень красивая лесная антилопа прогуливалась по берегу или, может быть, пила, когда я яодошел Увидев меня, она сразу легла на берегу, среди камней, зытян\в голову по земле и плотно прижав рога к шее. Затаившись таким образом среди темных камней, верхушки которых были закруглены и имели I&K раз такую же высоту, как ее тело в лежачем положении, антилопа, потемневшая от шедшего дождя,

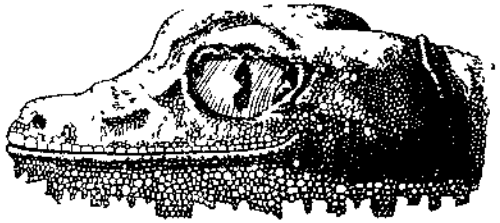


Р и с 41. Затаившийся птенец авдотки.

была столь сходна с окружающими ее серыми скалами, что ее почти невозможно было заметить».

Сходные приемы используют различные ящерицы, имеющие плоскую форму, подобно представителям родов жабовидных ящериц *{Phrynosoma), Proctotretus* и поясохвостов *(Zonnrus),* которые прижимаются к почве, как бы пытаясь распластаться на фоне, с которым они более или менее сходны по окраске. Еще более замечателен пример некоторых специализованных лазящих по деревьям гекконов, j которых инстинкт} затаивания очень способствует строение тела (рис. 42). Лопастохвостый геккон *Ptychozoon knhli,*— так называемый «летучий геккон» Малайи, охраска которою придает животному замечательное сходство с корой, покрытой лишайником, — обладает широкой

выдающейся складкой кожи по обеим сторонам тела и боковыми лопаетевидными выростами на хвосте. Эти выросты иногда рассматривались как плоскости, служащие для планирования,но-полевые наблюдения Аннандаля привели его к заключению, что их основная ф\нкция—криптическая" [8]. Аннандаль обнаружил также, что боковые складки геккона -. *Hemidactylus platyurus,* распластанные, как обычно, по обеим сторонам тела, определенно снижают его заметность на каменной стене. Многие другие гекконы обладают хвостовыми складками, узкими у вест-индского *Aristelliger* и очень широкими . у австралийского *Phyllurus.* Каждая из этих форм несет расчленяющий рисунок', хорошо гармонирующий с корой, а кожные выросты, помимо камуфлирования общей формы животного, действуют, как ширмы, скрывающие тень, отбрасываемою хвостом (см. рис. id).



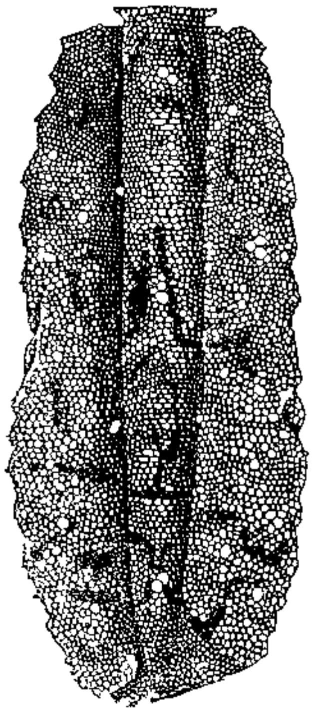


Рис. 42 Плоскохвостый геккон (*Uroplates fimbriatus*) Вверху — вид головы сбоку, показывающий челюстную бахрому; внизу — вид хвоста сверху, показывающий боковые лопасти

Помимо уменьшения или устранения тени, тесное прижимание тела к субстрату, которому способствуют, как мы видели у некоторых форм, боковые выросты тела, заполняет и затушевывает пространство межд\ животными и имитируемой ими поверхностью, так что тело пред-

ставляется частью субстрата, неразрывно (вязаьной со своим окружением. Этот важный принцип, несомненно, играет роль в замечательном совершенстве покровительственной окраски различных критических бабочек и ящериц.

Весьма показательно что, то именно этот принцип использовался для камуфляжа движения по дорогам посредством перекрывающих щитов, имитирующих сверху подлинную поверхность дороги, которою они покрывали. Появление теней предотвращалось посредством наклонных боковых щитов, симулировавших **части** прилегающих полей и других особенностей местности

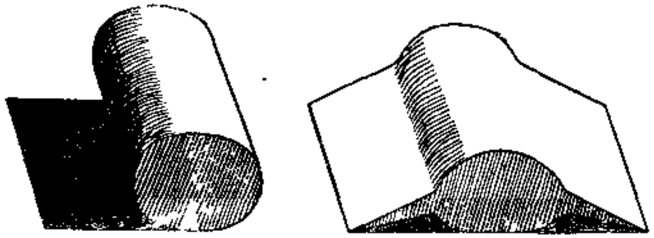


Рис. 43 Схемы, показываючше роль хпостопып: лопастей в jciранении тени

Помимо уменьшения отбрасываемых теней, уплощенные позы которые мы описали, помогают скрывать предательские изменения света и тени, видимые сверху. Другими словами, эти средства уплощают рельеф. Все это соответствует данным учения о прикладном камуфляже, где указывается, что все предметы должны быть приземистыми. Это важный совет, потому что более низкие предметы отбрасывают более короткие тени, а более пологие подъемы нейтрализуют изменения тонов, обусловленные рельефом поверхности.

Много лет назад Паультон указал, что некоторые похожие на сучки гусеницы пядениц, например *Selenia bilunaria* и *Rumia crataegata,* выглядят как бы единственными выростами ветки. Этот эффект обусловлен несколькими мясистыми бугорками, которые частично заполняют выемку там, где задняя часть гусеницы соприкасается с цилиндрической ветвью; эти бугорки, имея светлую окраску, как бы нейтрализуют тень, которая, в противном случае, могла бы выдать место соединения [496]. Этот принцип схематически показан на рис. 44.

В противоположность этим гусеницам пядениц, некоторые похожие на кору гусеницы ленточниц и коконопрядов обычно сидят, распластавшись всем телом и плотно прижав его к ветви. Такие гусеницы также частично заполняют предательскую выемку и смягча^от^тень благодаря ряду мясистых выростов, как

у красной ленточницы *(Catocala nupta),* или пучкам волосков, как у тополевого коконопряда *(Poecilocampa populi).* Паультон обратил внимание на тот существенный факт, что эти структуры в каждом случае располагрются вдоль выемки, которая могла бы выдать гусеницу, иначе говоря, они располагаются вдоль всего телэ у тех гусениц, которые примыкают в ветви всем телом, но ограничены лишь короткой задней линией контакта у тех rj-сениц, тело которых отходит от ветви под углом.

Сходное явление, только в большем масштабе, имеет место у многих лесных и пустынных ящериц, обладающих плоской

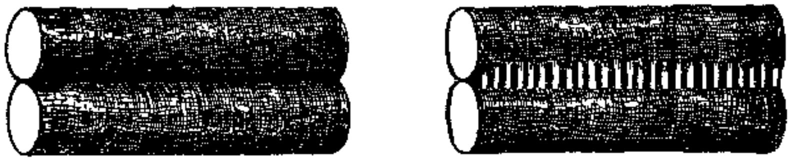


Рис. 44. Схемы, показывающие использование прерванной бахромы для устранения тени.

формой тела. *Amphibolurus barbatus,* австралийская бородатая ящерица, имеет бока, окаймленные беловатыми конусообразными чешуйками, которые выступают вбок и, несомненно, играют роль завесы, нейтрализующей боковую тень. *Pkrynosoma cornutum,* другая пустынная ящерица, из Северной Америки, имеет бахрому из сходно расположенных светлоокрашенных чешуи. Древесный полупалый геккон *Hemidactylus richardsoni,* весьма криптичный обитатель древесных стволов в лесах Итури, имеет бахрому по бокам хвоста. Среди рыб прекрасным примером является ротовая бахрома некоторых видов, например звездочета *Astroscopus,* об инстинктах которого будет рассказано ниже.

В предшествующем описании расчленяющих расцветок мы разбирали особый тип совпадающих или переходящих с одной части тела на другую, например со спины на ноги, рисунков многих саранчевых и лягушек. Этот тип рисунков играет важную роль в маскировке, оптически соединяя элементы, морфологически разделенные. Этот же результат иногда достигается благодаря развитию лопастей или бахромы рассмотренного нами здесь типа, которые служат для соединения различных частей тела и скрадывания промежуточных пространств.

Прекрасным примером является замечательное камнеподобное саранчевое *Eremocharis insignis* из Алжира, изображенное на фото 30, *2.* Очень плотное и короткое по форме, это маленькое саранчевое имеет сплошную песчано-желтую окраску, прекрасно гармонирующую с обнаженным каменистым фоном. Мертвые

особи темнеют до шоколадно-бурого цвета, и, как это часто случается в коллекциях, животное теряет многие интересные особенности, которыми оно обладает при жизни. Я имел возможность содержать этот вид в неволе. В случае тревоги он остается неподвижным и, в отличие от активных прыгающих видов, не делает попыток it бегств}', полагаясь на свою криптпческую внешность. В таких случаях он немедленно опускает свои усики, как бы спуская флаг, так, что они, изгибаясь, прижимаются к морде и в этом положении становятся совсем незаметными. В то же время большие задние ноги плотно прижимаются к телу, так, что поза несколько напоминает положение покоя у древесной лягушки. В этом положении бедра плотно прижимаются к бокам брюшка; на бедрах имеются широкие дорзальные и вентральные кромкообразные хитиновые выросты, причем дорзальный вырост оканчивается бахромкой из волосков, превосходно прикрывающей впадину между бедром и телом, а вентральный образует щит, за которым скрываются от взора остальные членики ноги. В результате нога больше не выдает себя — она становится как бы частью обветренного кусочка скалы, на который животное так похоже. Здесь, таким образом, перед нами тот же тип защиты, примененный несколько иначе: в предыдущих случаях выросты тела служили для слияния животного с его средой, а в этом случае они сливают воедино разные части тела.

Все эти выросты, бахромки и лопасти, служащие для обмана врага посредством затушевывания и соединения контуров криптических животных с окружающими поверхностями, с которыми они так сходны,— имеют свою параллель в современной войне; аналогично и их применение — речь идет о маскировочных сетях, обманывающих аэрофотосъемку и воздушную разведку посредством маскировки теней, отбрасываемых предметами, характер и местонахождение которых важно скрыть от врага.

ИМИТАЦИЯ ТЕНИ, СОЗДАВАЕМАЯ РАСЧЛЕНЯЮЩИМ РИСУНКОМ

Обсуждая вопрос о том, как выглядят выпуклости благодаря свету и тени, мы уже убедились в том, что обманчивые зрительные впечатления можно создавать двумя диаметрально противоположными способами: во-первых, скрадыванием реального рельефа посредством противозатенения; а во-вторых, симуляцией мнимого рельефа посредством искусственной тени. Сходным образом к тени, как и к цвету, может быть приложено два противоположных принципа маскировки. Действительная тень может быть замаскирована, а мнимая — создана. И этот двойственный способ создания зрительной иллюзии часто наблюдается в окраске животных. Ибо нередко случается, что темные

элементы расчленяющего рисунка сами сипьно напоминают либо тени, отбрасываемые камнями или листвой, либо темные промежутки между кисочками коры или растительностью.

Формы таких рисунков, имитирз ющи\ тень, конечно, не имеют никакого отношения к форме животного, их Hecjin,ero, хотя часто довольно типичны для теней в окр\жении животного, поэтому они значительно усиливают обманчивую внешность, создаваемую

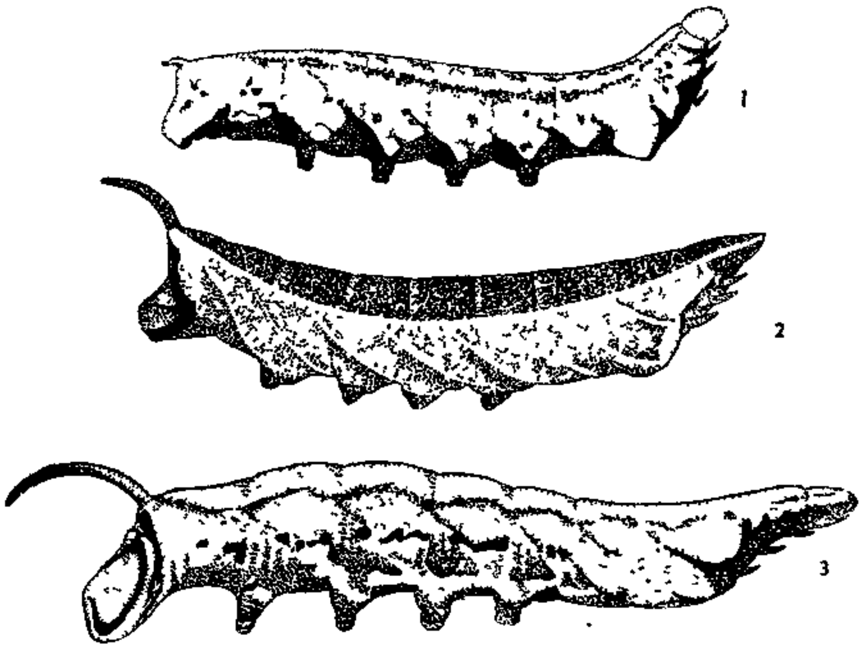


Рис 45 Имитирующие тень рисуньки у гусениц южноамериканських бражникь в

1 — Enyo japix, 5-и возраст, *2 — Epistor gorgon* последнии возраст *3 — Fpistor cavifer* последнии возраст

рисунком. Принципы наибольшего расчленяющего контраста, сочетаясь с искусственным рельефом, часто ведут к эффекту имитации тени. Так создается, например, впечатление светлого края листа на фоне глубокой тени, которую он отбрасывает Многие птиаы, змеи, ящерицы, лягушки, бабочки и другие животные, изображенные в этой книге, л\чше иллюстрируют этот факт, чем любое описание. Прекрасный пример этого — перепел *{Coturnix cotnrnix),* у которого желтовато-белые пятна на спине и боках, подчеркнутые прилегающими черноватыми отметинами, имитируют сух\ю траву и отбрасываемые ею тени.

Такие лшилше тени обычно имеют i aiijio разнообразную форму, но в некоторых случаях они оказываются высоко специапизованнылш ж изображают тенк, отброшенною определенным предметом. Укажем лишь один пример темные диагональные линии на боках многих г}сенпц бражников, например сиреневого бражника *(Sphinx hgustn)* и глазчатого бражника *(Smennthus ocellatus),* точно имитир}ют по цвет\, форме и расположению тени, отбрасываемые боковыми жилками листьев, которые также изображены рельефно (как бы в боковом свете) посредством примыкающих светлых линий {рис. 45).

РОЛЬ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОЙ ОКРАСКИ В ПРИРОДЕ

Глава 7

ЗАЩИТНАЯ ФУНКЦИЯ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОЙ ОКРАСКИ

(главным образом у нтиц)

Выше я пытался дать ясное представление о принципах, от которых зависит маскировка, и описать различные особенности строения, цвета, рисунка и инстинкта, которые создают криптическую внешность животных, принадлежащих к различнейшим группам и живущих в самых разных условиях среды. До сих пор, таким образом, мы занимались *природой покровительственной окраски;* мы имели дело с фактами — с внешним видом и зрительными эффектами,—и о них можно было говорить с известной степенью уверенности. Что все эти средства действительно направлены к созданию маскировки, не может подвергаться сомнению никем, кто возьмет на себя труд понять соответствующие оптические принципы и изучить животных в их природных условиях.

Но теперь мы должны перейти к рассмотрению другой стороны проблемы, а именно *функции покровительственной окраски.* Здесь нас интересует уже не внешний вид сам по себе, а значение его для организма. Эта функциональная или экологическая сторона покровительственной окраски ставит много вопросов, на которые не всегда можно определенно ответить.

До сих пор у биологов еще нет полного единства мнений в отношении функции и эффективности этих средств. Нам нужно выяснить, являются ли покровительственные окраски и криптические сходства *приспособительными?* Повышают ли они шансы на выживание соответствующего вида, шансы, которых бы он не имел без этих свойств? Или, наоборот, нам нужно считать их случайными, имеющими не большее жизненное значение для их обладателей, чем оттенки осенней листвы для деревьев, которые эта листва украшает? Короче говоря, выработалась ли покровительственная окраска в результате борьбы за существование или же она — лишь побочное явление второстепенного значения?

Попытка дать ответ на этот вопрос встречает много затруднений. Иногда доказательства отсутствуют; часто они недостаточны; иногда они кажутся противоречивыми или же одно и то

же доказательство может быть использовано для поддержки диаметрально противоположных точек зрения. Необходимо еще много дополнительных точных сведений о взаимоотношениях между хищными животными и их добычей. Если речь идет о хищнике, нам нужно в каждом случае знать время питания вида, способы отыскивания и ловли добычи, роль, которую играет зрение при охото '(острота зрения животного, восприятие цветов, ночное зрение и др\гие стороны зрительного восприятия хищника). Надо знать количество и характер поедаелюй пищи в сравнении с той, которая имеется налицо; вкусы хищника и относительную съедобность жертвы; способность хищника выбирать и запоминать. Вместе с тем нам нужно знать время питания и отдыха жертвы, поведение и инстинкты в состоянии покоя и при тревоге, ее относительную заметность в нормальных условиях обитания, ее возможных и действительных врагов. Имеется очень мало видов, будь то преследователи или преследуемые, о которых собраны достаточные сведения по этим вопросам. Например, насколько мне известно, мы не имеем ни для одного вида хищников статистического сравнения съедаемой пищи и пищи, доступной в естественных условиях. Можно ли удивляться, что вокруг проблемы покровительственной окраски кипят такие сильные споры? Нам нужны теперь не новые теории, а новые факты и доказательства.

Из всех живых существ птицы — самые активные и наиболее подвижные. Высокая степень специализации птиц, связанная с полетом, и интенсивный обмен обеспечивают им такую свободу передвижения, какой не обладают никакие другие животные. Потребность в пище и инстинкты размножения приводят их в разнообразные условия обитания и на различные фоны. Рассматриваемые в целом, они не имеют себе подобных по диапазону ежедневных перемещений, и ни одна группа не может сравниться с ними по широте сезонных миграций. Уже по одной этой причине 'лишь немногие птицы, какова бы пи была их окраска, могут всегда криптически гармонировать с окружающей средой, которая постоянно и широко меняется. Самое большее, чего можно достичь при этих условиях, это компромиссная или универсальная одежда, неспециализованная система общей покровительственной окраски, которая в меняющихся условиях жизни может служить то лучше, то хуже, но лишь редко бывает совершенной в качестве маскировочного одеяния. В этом отношении птицы отличаются от других групп, например рыб, многие из которых проводят большую часть своей жизни в достаточно однородной и ограниченной среде, сталкиваясь с врагами или жертвами на постоянном фоне, будь то чистые поверхностные воды, усеянное гравием дно, тропические рифы, речные или морские водоросли. В результате у рыб теоретически возможны

и действительно существуют более совершенная гармония цветов, более эффективные приспособления окраски и более сгециализованные типы критического сходства.

В общем можно сказать, что наиболее совершенные примеры покровительственной окраски могут встречаться и действительно встречаются в *тех* случаях, кпгда распространение животного ограничено, во всяком случае на определенных стадиях его жизни, узкой и специализованной средой обитания. Это имеет место, например, у различных жаб, древесных змей, древесных гекконов и хамелеонов, а также у многих пустынных позвоночных, которые более или менее точно подражают своей естественной среде — опавшим листьям, лианам, покрытой лишайниками коре, свежей листве или песчаным пустыням. II то, что верно в отношении таких позвоночных, в еще большей степени справедливо для бесчисленных покровительственно окрашенных беспозвоночных — ракообразных, пауков и насекомых, где в каждой группе организмов и на разных стадиях их жизненного цикла мы встречаемся с более или менее точным подражанием какой-либо части своего кормового растения или обычного места отдыха, как это происходит у различных прямокрылых, богомолов, клопов, долгоносиков, гусениц и бабочек.

Даже среди птиц имеются некоторые пустынные формы (например, различные жаворонки, козодои и дрофы), обитатели побережий (обыкновенная камнешарка и морской песочник), обитателй тростника или кустарников (например, выпи и вертишейки), инстинкты которых более или менее тесно связаны с определенной средой и внешний вид которых в природных условиях представляет высоко эффективную критическую цветовую систему.

ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА В СВЯЗИ С ДРУГИМИ СРЕДСТВАМИ ЗАЩИТЫ

Однако, независимо от изложенных выше соображений, совершенно ясно, что оба пола у многих видов и самцы у большинства видов птиц окрашены не так, чтобы быть незаметными в любых нормальных условиях; вместе с тем в этом классе чрезвычайно много видов, которые очень заметны. Таковы многие чайки и глупыши, ножеклювы и птицы-носороги, танагры, синицы, пестрые дятлы, вóроны, ворóны, сороки, скворцы и многие другие. Как же примирить факт заметности большого числа птиц со взглядом, что незаметность жизненно необходима в природных условиях?

Покровительственная окраска необходима лишь определенным видам. Небольшой анализ образа жизни и взаимоотношений птиц ясно показывает, что многие виды по разным причинам относительно не подвержены нападением со стороны хищ_

ных видов; они защищены другими средствами и поэтому маскировка перестает быть необходимой. Более того, очевидно, как мы увидим, что именно у этих видов имеется тенденция к отсутствию покровительственной окраски, тогда как она высоко развита у видов беззащитных и потому относительно доступных для нападения.

Чтобы разъяснить это положение, я должен сначала упомянуть вкратце о компенсирующих факторах, которые, порознь или в сочетании, могут отпугнуть хищников и устранить нападение. Вопрос обсуждался Бибом [35] в отношении птиц Британской Гвианы и с несколько иной точки зрения Моттрамом [425] в его интересной статье о вторичном половом диморфизме у птиц вообще. Прежде всего, такие крупные хищные птицы, как орлы, соколы, луни, коршуны и сарычи, равно как и некоторые океанские странники, например альбатрос, вообще не имеют естественных врагов. Другие виды, например лебеди, пеликаны и олуши, обладают крупными размерами и большой силой. обычно тоже устраняющими опасность нападения. Хорошо вооруженные птицы, как крупные попугаи, какаду, страусы и вóроны, защищены своими могучими клювами и ногами. Крачки и поморники имеют драчливый нрав, птицы-носороги, грифы *а* дронго — неприятный запах и несъедобное мясо. Способность к обороне других птиц, например соек, цапель, некоторых видов дронго и иволг, внушает хищникам достаточное уважение, тем более, что хищные птицы обычно предпочитают нападать и на раненых птин, либо неоперившихся птенцов, неспособных со-, противляться, но не трогают тех, от кого можно ждать контратаки. Так, Биб наблюдал одиночную самку шпорцекрылой яканы, успешно отразившую повторные нападения небольшого сокола, Иногда потенциальной боевой единицей является скорее колония, нежели отдельная особь. Это в особенности относится к таким птицам, как грачи, крачки, кассики *(Cassididae)* и бакланы, которые живут стаями или гнездятся колониями и развили систему коллективной защиты. В крупном гнездовье бакланов на острове Мегстон (Фарнские о-ва) я видел, как множество клуш *(Larus fuscus)* поджидало возможности похитить яйца или птенцов, но не решалось напасть открыто, учитывая сопротивление гнездящихся родителей. Но едва только проходящая лодка или группа высадившихся людей отгоняла родителей, чайки немедленно набрасывались и похищали беззащитных птенцов.

Но наиболее важное средство защиты, в силу своей всеобщности и широкого использования,-—это возможность избежать нападения, ныряя, скрываясь в убежище или улетая. Первый способ применяют многие утки, чомги, гагары, бакланы, кайры, тупики и ножеклювы, и он дает им возможность избежать наземных

или воздушных врагов. Другие, к которым относятся многие водяные, кустарниковые и лесные птицы, например лысухи, коростели, дятлы, крапивники, танагры и колибри, спасаются, убегая или улетая в убежище или пролетая сквозь него; этот способ применяется в особенности лесными птицами, где среда естественно благоприятствует бегству и мешает преследованию. Наконец, различные виды достаточно защищены воздушным образом жизни, сочетаемым с быстротой и проворством. Несомненно, что многие птицы, например зимородки, кроншнепы, кассики, ласточки, стрижи, кулики-сороки, крачки, подобно многим бабочкам представляют неудовлетворительный объект охоты: они столь подвижны и проворны в полете, что за ними не стоит охотиться. Чизмен наблюдал совместное нападение сапсана *(Falco peregrinus)* и степного луня *(Circus macrurus)* на удода *(Upupa epops)*: «Ловкими поворотами в воздухе удод избегал ударов сапсана сверху и нападений луня снизу. Бой продолжался две или три минуты, пока оба хищника не устали и не оставили удода в покое. Я отнюдь не утверждаю, что удод никогда не становится добычей соколов, но в этом случае покровительственная окраска оказалась ненужной» [941.

Напротив, виды, не имеющие этих средств защиты от врага, то есть птицы, обитающие на земле или на деревьях, робкие, не живущие стаями, не хищные, безоружные, со съедобным мясом, имеющие небольшие или средние размеры и слабый полет, а в особенности гнездящиеся на земле и на открытых местах, остро нуждаются в покровительственной окраске. Этим-то птицам, во всяком случае тому полу, который занят насиживанием, покровительственная окраска жизненно необходима. Виды, относящиеся к этой категории, хорошими примерами которой являются куриные птицы и мелкие пастушковые, а также яйца и птенцы видов, строящих открытые гнезда на земле, подвергаются особенно сильным атакам.

Криптическая окраска особенно нужна в определенное время. Для птиц вообще защита посредством бегства с использованием укрытий или быстроты очень важна. Этот вид защиты, по крайней мере в какой-то степени, в ходу у большинства видов. В самом деле, пока птица, даже не защищенная другими способами, здорова, подвижна, активна и находится вблизи убежища, ей не приходится особенно бояться хищников и маскировочная окраска перестает быть остро необходимой, за *исключением периодов неподвижности*. С другой стороны, как мы неоднократно указывали, никакое совершенство покровительственной окраски, конечно, не поможет, если ее обладатель движется. Незаметность действенна лишь в сочетании с неподвижностью, и это иногда выдвигалось в качестве опровержения значения незаметности

для столь активных животных, как птицы. Однако сущность дела заключается не в том, что неподвижность нужна для действенной маскировки, а в том, что маскировка необходима для периодов вынужденной неподвижности. А в жизни птиц такие критические периоды бывают двух род&в, а именно: *ежедневные периоды отдыха* и *сезонные периоды насиживания*.

МАСКИРОВКА В СВЯЗИ С НОЧНЫМ ОБРАЗОМ ЖИЗНИ

Подавляющее большинство птиц проводит период отдыха под покровом темноты, но некоторым, в особенности совам, белоногам, совиным попугаям, козодоям и вальдшнепам, в силу их сумеречного или ночного образа жизни приходится превращать ночь в день; дневные часы они проводят в положении отдыха или покоя, и в это время особенно легко могут подвергнуться нападению. Если покровительственная окраска действительно является жизненно необходимой, то именно у этих птиц она должна достичь наивысшего совершенства. И действительно, мы находим ее у относительно немногих ночных птиц, принадлежащих к нескольким различным отрядам:.

Группа козодоев *(Caprimulgidae)* — один из наиболее совершенных примеров покровительственного сходства, какое можно отыскать во всем животном царстве -среди форм такого размера. Их спокойный, незаметный образ жизни: соответствует криптической внешности. Эти птицы одеты в мягкие критические тона, красно-бурые, желтовато-коричневые, коричневые, золотисто-бурые и пепельно-серые или в нейтральные песчаные тона; основной фон расцвечен темными пятнами, или испещрен мелкими бурыми и черными черточками, или покрыт пятнами светлокремрвого цвета. Козодои сидят плотно прижавшись к земле; почти невидимые, они позволяют почти наступить на себя, прежде чем внезапно поднимутся, чтобы умчаться легким и изворотливым полетом. Я часто наблюдал это как на плоскогорье Минас Жераэс в южной Бразилии, так и в низменных песчаных областях долины Замбези. Если кто-нибудь приближается верхом или пешком, птицы не ищут спасения в бегстве, ибо инстинкт правильно подсказывает им, что безопаснее положиться на мраморную расцветку своего мягкого оперения. В природе их редко удается заметить до тех пор, пока они не подымутся прямо из-под ног идущего.

Действенность критического одеяния козодоев известна каждому, знакомому с этими птицами в их естественных местообитаниях; быть может, особенно выражена она у видов, населяющих каменистые или песчаные пространства в пустынных

местах,— то есть там, где почти полное отсутствие естественных укрытий привело к выработке наиболее совершенной приспособительной окраски. Например, говоря о крайней трудности обнаружения критически окрашенных животных пустыни, когда они неподвижны, Бекстон [76] пишет: «Наиболее замечательный пример, когда-либо привлекавший мое внимание, имел место в Багдаде (Ирак) в сентябре. Там был маленький участок земли, площадью около акра, обнесенный стеной, но в этот сезон не обрабатывавшийся. На этом участке всегда можно было найти по крайней мере два десятка египетских козодоев *(Caprimulgus aegyptius),* но, хотя почва была совершенно обнажена и хотя я неоднократно посещал это место, мне никогда не удавалось обнаружить козодоя до его взлета, несмотря на относительно крупные размеры птицы».

Сходное положение имеет место у родственных козодоям белоногов *(Podargidae)* Индо-Малайской и Австралийской областей. Подобно козодоям, эти своеобразные птицы добывают пищу в сумерках или ночью, но отличаются значительно более выраженным лесным образом жизни, населяя заросшие густым лесом районы, где они проводят день, отдыхая на пнях, стволах или сучьях, с которыми сливаются смешанные беловато-серые и коричневые тона их вертикально располагаемого тела.

Сидя неподвижно в таком окружении, некоторые виды замечательно укрыты от испытующего взгляда пришельца. Севилль-Кент опубликовал работу о повадках белоногов в Австралии [555], из которой я приведу следующий отрывок: «Это удивительное соответствие окраски оперения птицы ее среде замечательно используется *Podargus* для укрытия от врагов. Например, если покажется хищник, эта птица сразу выпрямляется и замирает. Прижав свои крапчатые перья к телу, она приобретает такое сходство с ветвью, на которой сидит, что ее почти невозможно заметить даже с близкого расстояния. При этих условиях она действительно очень легко избегает обнаружения; автору сообщили о нескольких случаях, когда люди буквально клали руку на птицу, сидящую на стволе или изгороди и лишь после этого обнаруживали ее присутствие. Доверяя своему изумительному подражанию природе, она остается замершей и неподвижной и не пытается улететь, если ее не столкнуть силой». Заслуживает внимания и характерно[1] для подобных приспособлений обстоятельство, что критическая поза инстинктивно принимается во время опасности. Например, видели, как птица приняла ее при «почти невидимом присутствии» клинохвостого орла. Тот же автор обнаружил, что затаиванию всегда предшествует издавание очень характерного тревожного звука, несомненно, сигнализирующего другим птицам, находящимся поблизости, о необходимости стать невидимыми, ибо, даже имитируя этот звук, Севилль-

Кент мог скомандовать птицам «стать смирно». В эти моменты глаза закрываются, превращаясь в узенькие щелочки.

Та же общая связь между внешностью и поведением наблюдается и у других, совершенно неродственных ночных птиц. Вальдшнеп, питающийся червями и предпочитающий для кормежки темноту, один из наиболее критически окрашенных лесных видов. Расписной бекас *(Rostratula benghalensis benghalensis),* питающийся в сумерках, представляет собой другой замечательный пример критической окраски, наиболее поразительным элементом которой являются широкие желтые полосы с темными углами, идущие по обеим сторонам спины вдоль лопаток; полосы эти создают сильный расчленяющий эффект среди переплетающейся травы болотистых мест, избираемых для гнездования.

Сходным образом и совы, образующие важную и распространенную по всему свету группу хищников, главным образом ночных, в общем хорошо замаскированы своей окраской, которая широко варьирует у разных видов в связи с различием местообитания, причем эта окраска в арктических снегах белая, в пустынях желто-коричневая, а в лесных местностях имеет более глубокие бурые и серые тона. Иногда совы обладают и криптическими инстинктами. Так, в Аравийской пустыне Чизмен [94] обнаружил, что филин *Bubo bubo desertorum,* чтобы избежать опасности, припадает к субстрату, распластываясь на нем. У живущей в лесах ушастой совы *(Asw otus),* по наблюдениям в Северной Америке, защитная поза скорее выпрямленная, чем прижатая. Будучи встревожена, она выпрямляется и вытягивается, «подымая верхушки ушей прямо вверх, закрывая глаза так, что остаются лишь узенькие диагональные щели, и так тесно прижимая перья к телу, что обычно пушистая птица уменьшается почти до одной трети своей толщины [619]. Здесь, таким образом, у двух родственных птиц мы встречаем разные реакции, приспособленные к различной среде: одна пригодна для птицы, сидящей на земле, а другая — для птицы, сидящей на дереве.

Очень интересный пример представляет совиный попугай *(Stringops habroptilus).* Ныне ограниченные лишь северным островом Новой Зеландии, эти красивые земляные попугаи местами обычны на открытых мшистых прогалинах в буковых лесах, где они прячутся днем среди камней или корней деревьев, в окружении, среди которого их зеленое оперение, испещренное желтыми и темнокоричневыми пятнами, обеспечивает им полную незаметность. Они неспособны к полету, и их ночной образ жизни непосредственно связан с необходимостью маскировки, ибо они питаются растениями и, подобно многим покровительственно окрашенным гусеницам пядениц, ожидают покрова темноты, чтобы скрыть свои передвижения.

Киви — беззащитная, нелетающая форма, которая, подобно совиному попугаю, ищет безопасности в ночной жизни и, подобно вальдшнепу, питается червями. Однако, в отличие от этих двух птиц, киви не имеет покровительственного одеяния—факт, несомненно связанный с его скрытным образом жизни, ибо он проводит день, прячась в ямах и норах, где его нельзя увидеть.

Итак, птицы, ночной образ жизни которых обусловливает периоды дневной пассивности, проводимые в открытых местах, оказываются особенно хорошо защищенными своим критическим нарядом, достигающим у некоторых групп высокой степени специализации и совершенства и особенно эффективным благодаря адаптивному поведению. Мы можем упомянуть здесь попутно, что сходные явления наблюдаются и в других группах. Среди ящериц, например, наиболее специализованные ночные охотники— это гекконы, и среди всех ящериц именно у гекконов мы находим самые замечательные случаи покровительственной окраски, примерами которой являются похожие на кору и живущие на ней виды, как, например, вест-индский *Aristelliger* и индо-малайский лонастнохвостый геккон *(Ptychozoon).* И то, что верно относительно этих ночных птиц и ящериц, правильно и в отношении бесчисленных насекомых, активных ночью, например ночных гусениц и ночных бабочек, сходство которых с ветвями или корой, сочетающееся с инстинктивной неподвижностью, защищает их в продолжение длинных периодов дневного покоя.

ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА В СВЯЗИ СО СПОСОБАМИ ГНЕЗДОВАНИЯ

Предыдущие замечания относились к периодам дневного покоя. Мы должны теперь рассмотреть другой тип вынужденного покоя — сезонный период насиживания, этот трудный и длительный критический период, особенно важный в жизни птицы и в течение которого она наиболее уязвима.

Окраска самцов и самок в связи с гнездованием. Рассматривая птиц в целом и изучая способ гнездования и окраску самок и самцов у тех видов, которые по разным причинам относительно более подвержены нападениям хищников, мы обнаруживаем определенные весьма многозначительные факты. Главнейшие данные подробно обсуждались Дарвином [136] и Уоллесом [646], и я должен здесь лишь кратко указать существенно важные пункты, которые лучше всего резюмировать словами Уоллеса: «Если оба пола ярки или заметны, гнездо устроено так, что скрывает насиживающую птицу; но если самец ярко окрашен, а самка насиживает в открытом гнезде, она всегда менее ярка и, как правило, имеет очень скромную покровительственную окраску».

Перед нами здесь два важных обобщения большого биологического значения. (Надо помнить, что я говорю здесь только об использовании окраски в качестве защиты от хищника, а не о ее роли при соперничестве между самцами или при ухаживании за самкой.) В подтверждение первой части правила Уоллеса мы находим, что у принадлежащих к нескольким различным отрядам и многим семействам видов, *незащищенных иным путем,* у которых самки (подобно самцам) ярко окрашены и вместе с тем насиживают яйца и выкармливают птенцов, гнездование неизменно происходит в хорошо укрытых местах. У таких птиц развиты инстинкты постройки закрытых или прикрытых куполом гнезд или устройство гнезд в дуплах деревьев или в норах в земле. Так обстоит дело у скворцов, синиц, бородастиков, трогонов, зимородков, кассиков, момотов, туканов, дятлов и многих других.

Можно иллюстрировать это правило на примере птиц, гнездящихся в пустынях. Здесь, как указал Чизмен [94], криптическая окраска гораздо полнее развита у птиц, гнездящихся на поверхности земли, например у жаворонков и дроф, чем у каких-либо других. В противоположность им, заметные формы, как щурки *(Merops apiaster* и *M. persicus),* сизоворонки *(Coracias garrnla* и *C. benghalensis)* и зимородки *(Alcedo atthis* и *Halcyon smyrnensis),* гнездятся в норах; чекканы *(Oenanthe deserti)* хорошо скрыты во время гнездования в расщелинах скал, а в другое время «полагаются на глаза и крылья»; а ворон *(Corvus corax ruficollis)* не нуждается в покровительственной окраске и «никогда не стремится к маскировке».

То же общее правило подтверждается и в особых случаях, когда вид отличается от своих родичей в отношении внешности и поведения, как это, например, имеет место у пеганки, где самка напоминает самца, будучи чрезвычайно заметна, и гнездится в глубокой норе; обоими этими свойствами она отличается от большинства уток, криптичных по окраске и гнездящихся на открытых местах. Явное исключение представляет кулик-сорока — вид, у которого оба пола очень заметны по окраске и который гнездится совсем открыто. Но в этом случае самка прекрасно летает и таким образом достаточно защищена от нападения (так что она вряд ли относится к рассматриваемой категории беззащитных птиц). Данный случай, однако, особенно интересен потому, что эта красивая птица очень робка и бдительна на гнезде, быстро улетая при приближении опасности, тогда как среди всего разнообразия британских видов лишь у немногих яйца и птенцы столь совершенно скрыты своей покровительственной окраской. Таким образом, исключения, на первый взгляд нарушающие правило, в конечном счете столь же хорошо его подтверждают, как и примеры, подтверждающие правило непосредственно.

Окраска ли определила способ гнездования, постепенно вынудив заметных самок искать защиты путем постройки прикрытых куполом или закрытых гнезд, как полагал Дарвин, или же, в соответствии со взглядами Уоллеса, постройка таких гнезд привела к развитию яркого оперения у самок благодаря прекращению отбора, мы здесь обсуждать не будем. Действительно, едва ли необходимо считать эти объяснения взаимыоисключающими; оба фактора могут действовать совместно, ибо постепенное изменение внешности может как происходить в результате постепенного изменения биологии гнездования, так и приводить к нему. Точно так же строение и окраска различных цветов развивались параллельно с развитием форм и инстинктов насекомых, приспособившихся к их опылению. Во всяком случае, несомненно, что виды, в остальном беззащитные и имеющие ярко окрашенных самок, гнездятся так, что насиживающая птица спрятана; эта связь внешнего вида и инстинкта необъяснима и бессмысленна, если она не обусловлена необходимостью защиты от хищных врагов во время насиживания.

Переходя ко второму обобщению Уоллеса, мы сталкиваемся с другой стороной вопроса, а именно с категорией случаев, когда гнездо открыто и насиживает только самка. Заметны ли самцы этих видов, или нет, самки их, как правило, чрезвычайно мало заметны или даже в высокой степени криптичны, как, например, у турухтана, фазанов, куропаток, тундряной куропатки, тетерева, глухаря, перепела и большинства видов уток. Примечательно, что среди британских представителей последней группы есть лишь один вид, у которого самец обычно помогает самке в ее обязанностях наседки, а именно пеганка. Инстинкт гнездования в норах позволяет самцам этого вида помогать самке в насиживании, не привлекая внимания врагов своей яркой одеждой и не подвергая себя или потомство опасности. Этот случай отчасти сходен с тем, что свойственно многим крачкам и чайкам, а также некоторым куликам, например чибису, которые обычно отлетают от гнезда при появлении врагов, чтобы не выдать местопребывания своих криптических яиц или птенцов.

Кроме того, интересно отметить, что именно виды, лучше всего защищенные своей криптической окраской, как раз и сидят на гнезде наиболее прочно, как это имеет место, например, у вальдшнепов, дроф, козодоев, болотных сов и жаворонков. Но этот вопрос будет рассмотрен в другом разделе, посвященном поведению птиц и других животных при опасности.

В других случаях насиживание в открытом гнезде производится и самкой и самцом. При этом, например у галстушника, морского зуйка, золотистой ржанки, обыкновенной камнешарки, исландского песочника, чернозобика, большого кроншнепа, перевозчика, черныша, малого веретенника и козодоя, окраска верхних частей тела самца — то есть частей, открытых для взора, когда он сидит на яйцах,— либо сходна с окраской самки, либо не более заметна, чем у нее. Это, во всяком случае, неизменно имеет место у британских видов и, кажется, составляет общее правило для птиц этой категории. Я не знаю ни одного относительно беззащитного вида, гнездящегося на земле, у которого самец, если он значительно более заметен, чем самка, помогал бы при насиживании.

Я должен закончить этот неполный общий обзор основных фактов упоминанием об интересных, но относительно редких случаях, когда самки некоторых видов, гнездящихся открыто, более заметны, чем самцы. Это наблюдается, например, у глупой ржанки *(Charadrius morinellus)*, расписного бекаса *(Bostratula benghalensis benghalensis)*, круглоносого плавунчика *(Phalaropus lobatus)*, плосконосого плавунчика *(Ph. fiilicarius)*, австралийской пищухи *(Climacteris erythropus)*, казуара *(Casuarius galeatus)* и трехперсток *(Pedionomas torquatus, Turnix sylvatica* и др.). И в каждом из этих исключительных случаев только самец, а не самка, высиживает яйца и заботится о птенцах.

Все эти факты полностью соответствуют воззрению, что связь между внешним видом и инстинктом гнездования у насиживающего родителя приспособительна, то есть представляет собой выражение необходимости прятаться в период, когда птица особенно уязвима • и особенно нужна для сохранения вида; маскировка достигается, как мы видели, с одной стороны, косвенным путем, посредством скрытного гнездования, а с другой—с помощью покровительственной окраски оперения.

Окраска яиц в связи с гнездованием. И в силу своей съедобности и в силу беззащитности яйца птиц —• особенно желанный и лакомый объект для нападения множества позвоночных, усвоивших обыкновение поедать яйца. Это делают вараны, разные змеи *(Pitaophis, Elaphe, Dasypeltis)*, многие птицы, в том числе сойки, сороки, вороны, грачи, луни, многие виды чаек и млекопитающие, принадлежащие к разным отрядам, в том числе опоссумы, лисы, барсуки, горностаи, скунсы, мангусты, ежи, крысы и белки.

Конечно, во многих случаях яйца трудно доступны для хищников, либо потому, что само гнездо недоступно или скрыто, либо потому, что яйца активно обороняются родителями или колонией. В таких случаях покровительственная окраска имеет малое значение. Но яйца многих видов не имеют такой защиты. Это в особенности касается большого числа относительно беззащитных видов, например жаворонков, коньков, куликов, ржанок, рябков, перепелов, авдоток и многих других, гнездящихся на земле и на открытых местах,

'Хорошо известно, что яйца этих: видов окрашены так, что более или менее полно гармонируют с общдш цветом окружающей их среды, будь то пастбище или вспаханное поле, болото или торфяник, песок или галька; хорошо известно и то. что часто их очень трудно обнаружить в природе. В силу широкого разнообразия мест гнездования, избираемых некоторыми видами, не следует всегда ожидать очень близкого соответствия. Я не хочу оспаривать, что здесь нет и исключений, особенно среди видов, гнездящихся на скалах, подобно кайрам и ножеклювам. Но я здесь говорю главным образом о видах, гнездящихся на земле, притом очень робких или осторожных, которые склонны, подобно чибису, большому кроншнепу, травнику, кулику-сороке, авдотке и некоторым крачкам и чайкам, рано оставлять выводок и спокойно отлетать в сторону при приближении опасности, в противоположность таким видам, как вальдшнеп, козодой, куропатка, тундряная куропатка, фазан и гага, которые стойко насиживают, инстинктивно полагаясь на свою покровительственную окраску.

Такие яйца, как правило, окрашены в разные тона коричневого, оливково-зеленого или желтовато-бурого цвета и испещрены пятнами более темных тонов. Но здесь я хочу подчеркнуть важный оптический принцип, а именно, что если любой оттенок зеленого или бурого цвета всегда более или менее гармонирует с окружающим фоном, то зато однотонно окрашенное, правильно симметричное тело никогда не будет гармонировать с фоном, каков бы ни был его цвет. Окружающий фон всегда состоит из неправильных цветных пятен, изменчивых и непостоянных по внешности. Симметричное тело, подобное яйцу, с его правильным, плавно округленным контуром, неизбежно должно выделяться и привлекать внимание на фоне перепутанной, сильно контрастной, прерывистой, пестрой мозаики светлых и темных тонов, которую составляют неровная почва и покрывающая ев-растительность. Поэтому важнейший шаг, ведущий к обману зрения, должен заключаться в нарушении р.той гладкой поверхности и округлой симметричной формы, в затушевывании этого правильного контура — всего того, что ясно выделяет яйцо на окружающем его фоне. Таково именно действие черных, темно-бурых и шоколадных пятен, обычно свойственных яйцам этих птиц. Как раз эти пятна и мнимое впечатление светотени отдельных отражающих плоскостей и глубоких промежутков между ними играют гораздо большую роль в маскировке, чем любой оптический эффект, производимый одной окраской.

Иногда-, однако, обманчивый расчленяющий эффект хорошо сочетается с тесным соответствием окраски тела и среды. Например, многие виды, обычно гнездящиеся среди зеленой наземной растительности, имеют яйца зеленого цвета, как это свойственно яйцам большого кроншнепа *(Numenius arquata),* среднего кроншепа *{N. phaeopm),* бекаса *[CapeHa gallinago),* турухтана *(Philomachus pugnax),* чернозобика *(Calidris alpina).* Быть может, наиболее совершенные примеры встречаются у птиц, которые при гнездовании ограничиваются определенными местообитаниями. Так, например, среди британских видов к ним относятся прежде всего галстушник *(Charadrius hiaticula),* малая крачка *(Sterna albifrons)* и кулик-сорока *(Haematopus ostralegus),* обычно кладущие яйца на песчаных берегах или покрытых галькой взморьях вблизи береговой линии. Яйца галстушника—светлого песочно-жеттого цвета, мелко испещрены темнобурыми пятнышками; яйца малой крачки имеют сходную основную окраску, но с темно-бурыми и пепельными пятнами. Яйца кулика-сороки — желто-вато-серого или глинистого цвета с черно-бурыми и пепельно-серыми пятнами и полосами. Действительно, отличаясь по своим размерам и форме, яйца этих трех видов довольно сходны по окраске как друг с другом, так и с общим фоном среды, отличаясь от яиц родственных видов, как золотистая ржанка *(Charadrius apricarius),* полярная крачка *(Sterna macrura)* и камнешарка *(Arenaria interpres),* обычно откладывающих более темные, сильнее испещренные яйца на более темном фоне. Более того, четвертый вид, авдотка *Burhinus oedicnemus,* хотя совсем неродственный первым трем и нормально гнездящийся в совсем иных условиях, далеко от моря, тоже откладывает буро-желтые яйца, хороша гармонирующие со светлыми песчаными местами, избираемыми для гнездования. В этом отношении птица очень сходна с неродственными ей видами азиатских пустынь, как саджа *(Syrrhaptes paradoxus)* и песчаный бегунок *(Cursorius cursor),* которые несут яйца, соответствующие по окраске господствующему фону пустыни.

Таким образом, мы видим ряд неродственных друг другу птиц, откладывающих сходно окрашенные яйца в двух совершенно различных, но сходно окрашенных стациях; такое положение вещей встречается, притом в еще больших масштабах, с одной стороны, у других береговых животных, как, например, песчаный краб *(Ocypodaceratophthalma),* а с другой — у животных пустыни, например тушканчиков и шакалов, рогатой гадюки и жабовидной ящерицы. Далее, как мы видели, это правило распространяется на еще более широкий круг неродственных форм, как краб-плавунец *Matata* (сем. *Portunidae),* скат *(Raja),* многочисленные камбалы *(Pleuronectes, Solea, Rhombus),* панцырная лисичка *(Agonus)* и другие рыбы из устьев рек и прибрежных вод. Таким образом, мы наблюдаем разные группы животных, сильно отличающихся систематически и физиологически, обитающих в воде, на песчаных отмелях и в засушливых условиях пустынных пространств. Единственным общим фактором, свойственным в обоих случаях и среде и населяющим эту среду животным, оказывается прсочная окраска. Короче говоря, здесьиалицо интересный пример

адаптивной конвергенции, который включает, независимо от систематического положения, анатомического строения или экологии, животных, столь различных во всем, *за исключением окраски,* как крабы, скорпионы, камбалы, скаты, морские угри, гадюки, дрофы, павианы и птицы. Сама окраска осуществляется и проявляется на столь разных покровах и структурах, как хитин, чешуя, волосы, перья и известковые раковины. II в результате, каким бы путем ни достигачся этот эффект, такие животные действительно укрыты и трудно обнаруживаются в природе. Эти явления, взятые в совокупности, вряд ли можно объяснить иначе, чем возникновением такой окраски R прямой связи с необходимостью маскировки от врагов.

Возвращаясь к окраске птичьих яиц, мы убеждаемся, что эта точка зрения подкрепляется второй обширной категорией фактов. Речь идет об относительно беззащитных видах, яйца которых откладываются там, где их нельзя увидеть, в укрытых местах или на открытых местах, но в закрытых гнездах, или о таких видах, яйца которых могут быть спрятаны или активно защищены приспособительным поведением родителей. Показательно, что в таких случаях, где критическая окраска не может принести пользу, она редко встречается. Напротив, такие яйца обычно весьма заметны, будучи белыми или светло окрашенными, и обычно лишены пятен, кроме светлых. Рассматривая вопрос с иной точки зрения и исходя из крайнего случая —белых яиц, мы убеждаемся, что такие яйца редко встречаются в условиях, где заметность яйца может неблагоприятно повлиять на его судьбу.

Еще в 1838 г. Хьюитсон обратил внимание на белую окраску яиц у видов, откладывающих яйца в дупла. Факты, которые были рассмотрены и дополнены Уоллесом [646], тем более замечательны, что охватывают большое число видов из многих семейств и нескольких отрядов, в том числе виды с самыми различными инстинктами гнездования, населяющие самые разные стации и страны; иными словами, белизна яиц совершенно не зависит от систематического положения, экологии и географического распространения.

Многие птицы кладут белые яйца. Одни, как "вертишейки и дятлы *(Picidae),* белоноги *(Podarqidat),* сизоворонки *(Coraciidae),* некоторые совы *(Strigidae),* птицы-носороги *(Bucerotidae),* бородастики *(Capitonidae),* трогоны *(Trogonidae),* попугаи *(Psittacidae)* и туканы *(Rhamphcstidae)*, гнездятся в дуплах деревьев. Другие, как некоторые буревестники *(Procellariidae)* и совиные попугаи- *(Stringopidae),* устраивают гнезда в щелях среди камней. Третьи, подобно горихвостке-чернушке *(Turdidae)* и черному стрижу *(Cypselidae),*— в расщелинах скал, углублениях домов или крыш. Четвертые, подобно береговой ласточке *(Hirundinidae),* зимородкам *(Alcedinidae),* тоди *(Todidae),* якамарам *(Galbalidae),*

щуркам *(Meropidae),* пеганке *(Anatidae)* и обыкновенному т.ф-фпну *(Procellaj'iidae),*— в норах в земле. Пятые, подобно rjахаро *(Steatornitkidae)* и саланганам *(Micropodidae),*— в пещерах. Шестые, подобно городской ласточке *(Hirundinidae),* крапивнику *(Troglodytidae),* сенегальскому кугсалу *(Cuculidae),* печнику *(Dendrocolaptidae)* и молотоглавой цапле *(Scopidae),*— в перекрытых куполом или закрытых гнездах. Так, гнездо молотоглавой нанли — «огромное сооружение из с\чьев и ветвей, сцементированное грязью и напоминающее большой купол, с боковым .входом», «почти недоступно для врагов* [18].

Еще более поразительны случаи, когда корреляция между окраской яйцо и инстинктом гнездования обнаруживается у вида, резко отличающегося в обоих этих отношениях от своих сородичей. Так, Чизмен показал, что рачья ржанка *(Dramas ardeola),* в полную противоположность всем другим куликам, найденным им в Ираке, является единственным видом, гнездящимся в норах, *а* показательно, что эта птица —единственная из куликов, у которой яйца белого цвета,, а птенцы не имеют покровительственной окраски [94].

Среди уток мы обнаруживаем сходное положение вещей. Из всех видов уток, гнездящихся на Британских островах, только одна пеганка *(Tadorna tadorna)* откладывает белые яйца, и эта птица гнездится глубоко в кроличьих норах. Два других вида — красная утка *(Casarca ferruginea)* и большой крохаль *(Mergus merganser)* — имеют кремово-белые яйца; первая гнездится в норах или среди камней, второй — в дуплах деревьев или среди скал. Еще один вид, встречающийся на Британских островах (но не гнездящийся там) и имеющий белые яйца,— это американский хохлатый крохаль *(Mergus cucullatus),* обычно гнездящийся в дуплах деревьев [674].

В связи с этим можно упомянуть о другой большой группе мелких и относительно беззащитных птиц, примером которых являются воробьи, чекканы, славки, крапивники, вьюрки, скворцы, синицы и ласточки, яйца которых, хотя не белые, все же светло окрашены или имеют светлый рисунок и довольно заметны. Эти птицы строят гнезда, либо хорошо спрятанные среди растительности, либо покрытые куполом, либо же размещенные в колючих изгородях, в кустах, на строениях, т. е. в таких условиях, где окраска яйца, во всяком случае, имеет малое покровительственное значение. Если, как это часто случается, такие гнезда спрятаны от врагов или недоступны для них, то критическая окраска яиц может дать им лишь слабую дополнительную защиту; если, с другой стороны, такие гнезда будут найдены и хищник доберется до них, яйца уже не спасет никакая покровительственная окраска.

Доказательства еще усиливаются другой группой случаев, в которых маскировка белых яиц обусловлена приспособительным

поведением родителей, а не местом гнездования. Эти случаи особенно интересны, так как дают косвенные доказательства необходимости маскировки в открытых гнездах. Только что отложенные яйца чомги белы, как мел, и оказались бы чрезвычайно заметными на своем пловучем ложе из мертвых растений, если бы птица тщательно не покрывала их травой перед тем, как покинуть гнездо. Этот же образ действия свойственен многим уткам и фазанам, не пятнистые, но и не белые яйца которых столь светлы, что привлекли бы внимание, если бы остались открытыми.

Кайенский кракс *(Creciscus viridis)* может на первый взгляд показаться исключением, ибо он гнездится на земле, а его чисто белые яйца очень заметны. Но здесь приспособительное поведение самки предохраняет кладку от обнаружения, так как в этом случае она невзирая на опасность остается на яйцах, скрывая их своим телом. Одна из этих птиц позволила Бибу очень близко подойти к гнезду, закрывая своим телом отверстие гнезда и столь совершенно сливаясь с окружающей растительностью, что «нельзя было заметить входа, и все вместе выглядело как обычный комок сухой земли и травы, случайно оказавшийся среди стеблей тростника» [35].

Сходные случаи обнаружены среди некоторых австралийских голубей, которые сами окрашены покровительственно и обычно насиживают стойко, скрывая таким образом свои белые яйца [646]. Среди британских видов сходный пример представляет болотная сова *(Asio flammeas)*, которая также окрашена покровительственно и очень неохотно покидает гнездо [208]. Далее, хотя у вальдшнепа *{Scolopax rusticola)* яйца не белые, они обычно слишком светлы и заметны, если их оставить открытыми, так же как и яйца козодоя *(Caprimulgus europaeus)* и тундряной куропатки *(Lagopus mutus)*. Но и у этих видов насиживающая самка лишь в крайних случаях взлетает и выдает свое гнездо. Почти то жеможно сказать о куропатке *(Perdixperdix)* и фазане *{Phasianwi colchicus)*, самки которых очень упорно сидят в открытых гнездах на яйцах, не особенно хорошо замаскированных своей окраской. Наконец, среди птиц, гнездящихся на деревьях, сходные условия налицо у исполинского белонога *(Podargus strigoides)*, который высиживает два белых яйца, сидя в горизонтальном положении на горизонтальной ветви, причем он кажется просто сухим выступом дерева.

Во всех случаях укрытое гнездо сочетается с заметным яйцом. Является ли первое причиной второго, то есть обусловлено ли существующее положение тем, что яйцо изменилось в результате прекращения отбора, или же изменение инстинктов гнездования вызвано необходимостью маскировки, мы здесь решать не будем. Сейчас я хочу подчеркнуть, что факты сами по себе необъяснимы с иной точки зрения, кроме той, что речь идет о приспособительных признаках, так или иначе связанных с биологической необходимостью защиты заметной, беспомощной и съедобной добычи от потенциальных врагов.

Имеется, конечно, ряд исключений, которые не могут быть объяснены с этой точки зрения, но здесь в большинстве случаев имеются другие компенсирующие факторы, делающие маскировку ненужной. Так, не являются исключениями из общего правила белые яйца лебедей, некоторых г\сей, буревестников, глупышей и бакланов; хотя они хорошо заметны, но либо защищены родителями, либо откладываются на недоступных краях скал и поэтому находятся в относительной безопасности от нападений.

Большинство голубей откладывает свои белые яйца на открытых, рыхло построенных площадках из прутьев. Несомненно, в некоторых случаях они хорошо укрыты сверху завесой листвы. Н}жно отметить, что такие гнезда не помещаются открыто на верхушках деревьев. Нередко, например у вяхиря *(Columba palumhus)*, они располагаются среди густых зарослей хвойных, где видимость в любом направлении очень ограничена, тогда как для дикого скалистого голубя некоторой защитой могут служить старое гнездо сороки или нора кролика. Кроме того, оперение некоторых видов в высокой степени криптично, и, если птица насиживает непрерывно, гнездо легко может избежать обнаружения среди пестрой светотени окружающего леса. Например, говоря о красном горном гол\бе *(Geotrygon montana)*, о'ычном обитателе дж\нглей Гвианы, Бйб констатирует, что его редко можно видеть, «ибо он столь полно сливается с фоном, что можно много раз пройти мимо, не заметив птицы. Если она обнаружена, нужно тщательно следить за ней, или она незаметно исчезнет из виду» [35].

Тем не менее у горлицы *[Streptopelia turtur)* и многих родственных видов яйца совершенно не защищены, и возникает вопрос, чем же объясняются эти исключения? Какому компенсирующему фактору обязаны эти птицы сохранней своих яиц, заметных по внешнему виду, откладываемых открыто и не защищаемых родителями? Предположение Уоллеса, столь часто повторявшееся другими авторами, что эти яйца защищены от врагов, находящихся снизу, тем, что они выглядят похожими на просветы неба, если на них смотреть снизу через промежутки рыхло построенного гнезда, неубедительно и ничем не подтверждено. Сойки, вороны и белки, охотясь за яйцами, могут оказаться и выше гнезда, откзда его содержимое, конечно, будет очень заметно. Более вероятное объяснение было дано в интересной работе Суиннертоиа [608], который показал экспериментально, что яйца разных птиц (как и разные насекомые, а также и другие виды добычи) отличаются по своей относительной съедобности для различных врагов, которые, оказывается, явно предпочитают определенную

добычу. При сравнительном испытании с яйцами многих других видов яйца голубей *(Turtur capicola* и *Chalcopelia afra)* оказались относительно неприемлемыми для крысы. Примечательно, что то же оказалось верным и для яиц струйчатой птицы-мыши *(Colius striatus),* кладущей яйца «в открытое гнездо на одиноких маленьких деревьях и кустарниках, часто с полуоблетевшей листвой, среди травянистой местности». Опыты с мангустом дали сходные результаты для яиц как *Turtur,* так и *Colius.* Поэтому есть основания предполагать, как ото делает Суиннертон, что относительная несъедобность может частично объяснять выживание белых и незащищенных иными способами яиц.

Несомненно, остаются необъяснимыми другие явные исключения: например, устройство гнезд бапаноедов *(Musophagidae),* несколько сходных с голубиными, а также совершенно открытые места, избираемые некоторыми индо-малайскими древесными стрижами *(Macropteryx),* тонкие чашеобразные гнезда которых приклеены сбоку ветви. Но эти случаи столь редки, что им трудно устоять против рассмотренных веских данных.

Итак, основные факты сильно поддерживают теорию покровительственной окраски. Резюмируя, можно сказать, что в общем имеется тесная связь между окраской яиц птицы и условиями насиживания; критические окраски как яиц, так и несущих их птиц достигают своего наивысшего развития именно у тех видов, где это сильнее всего требует способ гнездования, и именно в тех условиях, в которых они могут быть использованы наилучшим образом.

Окраска птенцов в связи с гнездованием. Сказанное выше относительно птиц-родителей и их яиц, в общем, справедливо и в отношении недавно вылупившихся птенцов. Птицы распадаются на две более или менее четкие группы, известные под названиями «птенцовых» и «выводковых». Относящиеся к первой группе воробьиные, стрижи, зимородки, дятлы, кукушки, совы, дневные хищные птицы, цапли, выпи, голуби, попугаи, буревестники, бакланы и другие птицы при рождений обычно неразвиты, относительно малы, голы, слабы, беспомощный ограничены своим гнездом. Относящиеся ко второй группе птицы — куриные, триперстки, чомги, гагары, гуси, утки, ржанки, кулики, чайки и крачки—обычно развиваются рано, относительно велики, одеты пухом и часто активны почти сейчас же после вылупления.

В связи с этими различиями в состоянии птенцов при рождении можно сказать вообще, что птенцовые рождаются в гнездах, которые закрыты или спрятаны среди травы, или в дуплах, или на кустарниках и деревьях, или на краях скал, или же находятся под защитой родителей. В таких гнездах, относительно хорошо защищенных их незаметностью или недоступностью, птенцы остаются, пока не оперятся и не научатся летать. У выводковых птиц,. с ДРУгод стороны, птенцы вылепляются в относительно открытых местах на земле и вблизи воды, в зеловиях, в которых ни естественное лкрытие, ни трудная доступность гнезда не смогли бы защитить птенца, если бы он не развивался довольно рано и не был способен спастись бегством, нырянием или же не был незаметным. Они поэтому подвержены нападениям бесчисленных врагов, от которых беззащитные птенцовые находятся в относительной безопасности. Если покровительственная окраска действительно жизненно необходима, тогда, теоретически рассуждая, она должна быть особенно нужна именно выводковым птенцам. И действительно, именно у таких птенцов мы находим то удивительное сочетание покровительственной окраски и инстинктивной неподвижности, которое ставит формы, подобные птенцам вальдшнепа, золотистой ржанки и кулика-сороки, в число наиболее совершенных примеров естественной маскировки во всем царстве природы.

Эта пушистая одежда камуфлирует столь хорошо, что можно напрасно искать птенцов кулика-сороки или галстушника вблизи гнезда, в котором они вылупились за несколько часов до этого.

Насколько эффективен для человеческого глаза оптический обман такого рода можно иллюстрировать следующим примером. Однажды в июльский вечер я гулял с одним знакомым по небольшому леску вблизи Милыгорта в Кумберленде, пытаясь найти гнездо вальдшнепов, которое мне хотелось сфотографировать. Внезапно, когда мы обходили заросли, в одном или двух метрах от моего спутника взлетел вальдшнеп. Мы оба подошли к месту, и мой спутник, нагнувшись, указал мне на капельку свежих экскрементов, которая была оставлена взлетевшей птицей и точно показала место, только что покинутое ею. Я упоминаю об этом тривиальном обстоятельстве, так как лишь спустя несколько мгновений мы увидели, что тут же, прямо перед нашими глазами, лежали четыре недавно вылупившихся птенца. Было легче заметить каплю на листе, чем этих четырех птенцов, так удачно их пушистое тело маскировалось расчленяющим рисунком пуха (см. фото 12, *1).* До тех пор, пока они не двигаются, их буквально легче обнаружить на ощупь, чем j видеть.

ОБЩАЯ СВЯЗЬ МЕЖДУ КРИТИЧЕСКОЙ ВНЕШНОСТЬЮ И КРИПТИЧЕСКИМ ПОВЕДЕНИЕМ

Другая очень важная категория фактов связана с повседневным поведением критических животных. Я говорю здесь именно об общей связи между окраской и активностью, обнаруживаемой у незащищенных видов. Речь идет, с одной стороны, о связи между

заметпостью и склонностью искать спасение в бегстве, а с другой стороны, о связи между покровительственной окраской и склонностью «застывать» при появлении опасности.

Покровительственная окраска и инстинктивная неподвижность у птиц.. Высокоспециализованная критическая окраска птиц поразительно соответствует высокоразвитым j них инстинктам затаивания как при гнездовании, так и в другие периоды. Птицы, ближе всех позволяющие подойти нежелаемому пришельцу, обычно оказываются как раз наилучше скрытыми своей покровительственной окраской. Эта связь между внешностью и поведением прекрасно выражена у многих совершенно неродственных представителей класса птиц (и, конечно, во многих других группах, помимо птиц) в самых различных условиях среды и на каждом из пяти континентов, будь то сходство с камнем или песком, с высохшей травой или опавшей листвой, со стволами деревьев или стеблями тростника; в обнаженных тундрах Сибири или в густых лесах Гвианы; принадлежат ли эти птицы к отрядам воробьиных, цапель, куриных, пластинчатоклювых, пастушковых, ржанкообразных, попугаев, сов или козодоев. Эта связь имеет столь всеобщий характер, что позволила Бибу оценивать окраску лесных видов Британской Гвианы по поведению самих птиц при приближении опасности. Он говорит: «Птица, которая сразу взлетала либо на наблюдательный пункт, откуда она хорошо могла обозревать местность, либо, чтобы совсем улететь, сама ясно свидетельствовала о недостаточности своей покровительственной окраски, по крайней мере по ее собственной оценке. Если же она прижималась к земле или «застывала» либо на мгновение, либо до того, как мы приближались на расстояние нескольких футов, я знал, что она, может быть, бессознательно, но твердо, рассчитывает на свою незаметность» [35].

Такую же связь между покровительственной окраской и покровительственным инстинктом отмечает Хингстон в своем отчете о жизни в этих лесах, где на земле и на деревьях гнездится авифауна, состоящая из покровительственно окрашешГых тинаму, трубачей, гокко, шуан, куропаток, солнечных цапель, голубей, дергачей, корольков, древолазов, дятлов, дроздов, выпей, сов, козодоев, попугаев, вирео и многих других форм.

Это общее правило хорошо иллюстрируется на примерах британских птиц в период гнездования, оно известно каждому сельскому жителю, каждому изучающему жизнь птиц и каждому, кто фотографировал диких птиц. Передвигаясь осторожно, но не прячась, я сфотографировал сидящую на гнезде самку вальдшнепа, которая была так уверена в своей безопасности, что позволила мне установить одну из ножек штатива в нескольких дюймах от ее тела и удалить рукой мешавшую траву с самого ее

гнезда. Козодоев тоже можно фотографировать без тех приготовлений и того терпения, которое приходится тратить при съемке более заметных и робких видов. Козодои даже позволяют коснуться их рукой. Один из моих друзей рассказывал мне, что лесной жаворонок также сидит на яйцах чрезвычайно прочно и позволяет положить руку в 15—20 *см* от гнезда, прежде чем улетает. Таковы же инстинкты насиживания у куропаток, тундряных куропаток, болотных сов, многих JTOK и других видов, крайне незаметных на гнезде. Прямо противоположны инстинкты относительно заметных видов, как чибис, кулик-сорока, лысуха, шотландская белая куропатка (граус), различные чайки и крачки, которые избегают опасности выдать гнездо не путем застывания на месте, а отлетая от него.

Имеется несколько исключений из правила: некоторые виды сочетают критическую окраск\ с инстинктом активного бегства. Например, авдотка молча улетает при первом же признаке вторжения на гнездовую территорию. Сходным образом, по наблюдениям Питана (по Баннерману [181], южноафриканская дрофа *Neotis cafra denhami* «оставляет свое гнездо при первых признаках тревоги, убегая или прячась среди травы, и, вероятно, ее впервые можно увидеть лишь далеко от гнезда». Но следует заметить, что в таких случаях (как и в тех, когда родитель сам заметен и рано оставляет гнездо) и яйца и птенцы,обычно хорошо защищены критической окраской.

• Выводковые птенцы, подобно своим родителям, инстинктивно затаиваются и замирают, когда приближается опасность. В самом деле, различные виды — чибис, золотистая ржанка, серая куропатка и другие — выработали каждый свою собственную систему обороны от нападений с воздуха. При приближении врага в облике клуши, ворона или сапсана тревожный звуковой сигнал, подаваемый матерью, вызывает рефлекторное замирание птенцов, которые затаиваются и остаются неподвижными до сигнала отбоя.

Прекрасным примером такой системы предупреждения о хищнике является пронзительный трубный сигнал кулика-сороки, при звуке которого птенцы припадают к земле и лежат неподвижно до тех пор, пока не минует опасность.

Покровительственная окраска и инстинктивная неподвижность у ящериц. Хотя ограниченность места не позволяет мне дальше развивать это положение, не следует думать, что птицы в этом отношении одиноки. То же правило применимо к очень различным группам животных, включая ящериц, змей, черепах, жаб, лягушек, рыб, бесчисленных насекомых, принадлежащих к множеству самых различных семейств, а также пауков, крабов и других членистоногих. Например, каждый натуралист, собы-

равший ящериц в тропиках, знает, что хотя эти существа, подобно птицам, и имеют много средств избегать врагов,— одни пользуются скоростью, другие маскировкой, третьи активной самообороной или закапыванием в почву, различные представители са мых несхожих семейств — агам, игуан, сцинков, настоящих ящериц, гекконов' и хамелеонов — специализовались на камуфляже, и именно эти виды, особенно такие, у которых высоко развита криптическая окраска, близко подпускают к себе и дают поймать себя рукой, если только они обнаружены. Подобно птицам, эти формы инстинктивно полагаются на незаметность. В области нижнего течения Амазонки мы встречаем это у многих игу аи, например у *Polychrus marmorotus,* которые довольно многочисленны около Пара, и у *Anolis ortonii,* которую я поймал у Итакотиэры, близ Манаоса; их не трудно *поймать,* но очень трудно *найти.* Хингстон отметил это же явление в Британской: Гвиане. «Некоторые из лесных ящериц, — пишет он,—даже сильнее, чем птицы, инстинктивно полагаются на свою защитную окраску. Если удается увидеть игуану *Ophryoessa* на мертвой ветви, ее очень легко поймать рукой, так как она инстинктивно замирает и не делает попыток к бегству» [265]. В Африке, где эти критические формы имеют аналогов в других семействах, обнаруживается та же картина. Например, в лесах Лматонга, вблизи Бейры, настолько же трудно обнаружить красивую древесную, похожую на кору, aiaMy *Agama atncolhs,* насколько ее легко схватить. Но на этом континенте лучший пример того же правила представляют хамелеоны. Ни один человек, которому не приходилось отыскивать виды, подобные лопастеносному хамелеону *(Chamaeleon dilepis),* довольно обычном} в долине нижнего Замбези и, отметим мимоходом, достаточно заметному в витрине музея, не может представить, сколь изумительно эти существа гармонируют и сливаются с листвой, в которой они живут, и насколько они в ней незаметны для наблюдателя.

В следующем разделе я собираюсь рассмотреть вопрос о криптических позах в противоположность криптичесьому инстинкту вообще. Необходимо указать, чао у ящериц и многих других групп животных, как и у птиц, эти специальные позы и состояние абсолютной неподвижности в период опасности составляют важную часть всей системы маскировки. Великолепный пример этого рода был дан Шмидтом, который пишет о хамелеоне *Rharrpholeon boulengen* из Бельгийского Конго следующее: «В лесных районах, где листья всяких размеров и очертаний привлекают мало внимания, сильно изогнутый, неправильный контур спины и тусклая морщинистая кожа с двумя характерными темными линиями, напоминающими жилки листа, делают имитацию совершенной при любых изменениях окраски. При малейшем шуме животные обычно замирают в любом положении, даже с подпятыми передней и задней ногами, и могут часами оставаться без движения» [558].

То же самое относится и ко многим другим труппам животных. У лягушек и жаб это особенно поразительно, и я в другом месте привожу пример маленькой листоподобной жабы *Bufo typkoшич* из тропической Южной Америки (см. гл. 20). Насколько позволяет судить мой собственный опыт с насекомыми, приобретенный при их изучении или фотографировании в природе, у них эта свяь между критической окраской и критическим поведением весьма поразительна и многозначительна. Кузнечики, уподобляющиеся траве, гусеницы, похожие на веточки, «ползающие листья» *(Phylhum),* короподобные бабочки — все сочетают эти две группы признаков: одну, относящуюся к внешнему виду, другую— к поведению. В общем можно сказать, что у всех этих животных, как позвоночных, так и беспозвоночных, инстинктивное соблюдение неподвижности в целях незаметности выдерживается тем сильнее, чем совершеннее критическое сходство.

Есть только одно возможное объяснение всех этих фактов. Оно сводится к тому, что маскировка жизненно" необходима для этих животных, что их покровительственная окраска и криптические инстинкты развивались и совершенствовались в ответ на необходимость скрываться от врага. Никакая другая из всех когда-либо выдвинутых теорий окраски животных не сможет объяснить эти данные.

Приспособительные критические позы у птиц. Интересно обнаружить, что в наиболее специализованных случаях этой общей связи между *покровительственной окраской* и *криптическим поведением* ее действенность почти всегда повышается специальными критическими позами, *принимаемыми инстинктивно и немедленно в периоды опасности и приспособленными к окружающей среде.* Там, где нет укрытий, например в пустынных местах или на береговой гальке, птица просто прижимается к земле, что уже было описано для некоторых козодоев и сов и свойственно многим другим видам, как птенцам, так и взрослым. Это хорошо видно у птенцов различных куликов, мгновенно прижимающихся к земле, едва только появится опасность. Распростертое положение, быть может, лучше всего видно у авдотки, птенцы которой, еще будучи маленькими комочками пуха, инстинктивно проявляют свое доверие к маскировке. В своем тщательном исследовании поведения этой замечательной птицы Фаррен установил, что «к концу первой педели птенец способен еще более распластывать тело, вытягивая при этом шею и прижимая ее к земле, а задолго до конца второй недели своей жизни птенец умеет приниматькрайне «уплощенную»позу. Доверие к этому способу защиты сохраняется и у вполне оперившихся птенпов.

Эта инстинктивная склонность так непреодолима и птенцы так \верены в своей невидимости, что их едва можно убедить в том. что они обнаружены. Я поднял одного птенца с земли и положил поперек двух вытянутых пальцев, однако напряженность позы ничуть но ослабела, а птенец не подал и признаков жизни» [169]. Этот инстинкт затаивания так силен у птенцов многих куликов, куриных птиц и крачек, что они, как указал Рессель [548], точно так же прижимаются к ковру в комнате, где это их нисколько не скрывает, как они это делают и на естественном «ковре» в полевых условиях, где они действительно становятся незаметными. Томлинсон (цитируется по Ресселю) наблюдал, что птенцы чибиса и малой крачки остаются неподвижными, даже если их перевернуть на спину, хотя, конечно, в этом положении их белые животы сразу бросаются в глаза. Этот же автор описывает, как однажды он набрел па птенца малой крачки, припавшего к земле у края воды во время прилива. «Пока я караулил птицу, она оставалась, как я и ожидал, столь неподвижной, что ее можно было считать мертвой. Ближе и ближе подбегали волны к берегу, и я был очень удивлен, когда увидел, что птица предпочла дать воде перекатываться через нее, лишь бы не сдвинуться с места и не выдать себя!» [548].

Эти и сходные случаи показывают самым ярким образом, что приспособительная неподвижность в сочетании с критической одеждой играет существенную роль в жизни самых разных видов пресмыкающихся, земноводных и членистоногих так же, как и птиц. Она характерна для обыкновенной камнешарки и многих других куликов, а также многих наземных птиц, например болотной совы, козодоев и совиного попугая. Пальмер описал поведение кулика-перевозчика *Actitis macularia,* заметившего приближение грифа *Catharistes aura septentrionalis.* Перевозчик немедленно прижался к земле, вытянув голову и клюв к воде, и оставался в такой позе, «как бы окаменев, пока тень хищника проносилась на расстоянии нескольких футов» [453].

Фотографируя золотистую ржанку, я стал свидетелем сходного приспособительного поведения. До тех пор, пока сидящая птица не чувствует наблюдения за собой, она высоко держит голову и достаточно заметна. Но при первой тревоге она стремится избежать обнаружения, опуская голову так, чтобы скрыть оперение горла и груди. Когда это произойдет, она как бы становится частью болотистой местности, и ее едва можно обнаружить на расстоянии 6—7 *м.* Действительно, при таких обстоятельствах золотистая ржанка *Charadrius apricarius* представляет один из наиболее совершенных примеров общей покровительственной окраски среди всех британских птиц. Я полностью в этом убедился несколько лет назад при следующих обстоятельствах. Мне показали гнездо, которое я хотел сфотографировать. Располагая ограничейным временем, я решил обойтись без }крытия и вместо этого, установив аппарат в нескольких метрах от гнезда, замаскировал камеру и штатив вереском. Я прикрепил шнурок к спуску фотоаппарата и отвел его метров за двадцать к месту, куда я мог пробираться, не блд\чи замеченным из гнезда. Выждав возвращение птицы к гнезду, я' сделал два снимка, и каждый раз, когда я вновь подходил к аппарату, чтобы сменить пластинку и завести затвор, птица отлетала от гнезда. В третий раз я, как и раньше, вернулся к аппарату, но, к своему разочарованию, обнаружил (как я подумал), что я испортил пластинку, так как птица не взлетела. Видимо, я поторопился, и она не вернулась к гнезду. Но где же было гнездо? Хотя оно было не более чем в 5 *м* от места, где я стоял, и хотя я знал, что яйца с моего места были хорошо видны, но в течение некоторого времени я никак не мог увидеть гнезда. Очень удивившись, я проверил точное местоположение гнезда по направлению, на которое указывал аппарат, и вот, к моему восхищению и удивлению, там и оказалась птица, прижавшаяся к земле и выглядевшая совершенно так же, как любой другой клочок окружавшего ее вереска. И трудность обнаружения была обусловлена главным образом критической позой, как я обнаружил в ТОТ же вечер: проявив пластинку, я увидел, что птица была хорошо видна, она сидела, подняв голову, свободно и непринужденно, а ее светлые перья на шее и груди были прекрасно заметны.

Более того, примечательно, что даже крупные птицы могут легко избежать таким образом обнаружения, и притом даже на близком расстоянии в открытой местности, совершенно лишенной укрытия. Это, несомненно, имеет место в случае разных дроф. Говоря о дрофе-красотке или джеке *(Chlamydotis undulata macqueeni),* птице, размером с небольшого индюка, Чизмен отмечает, что когда джек «лежит ничком на земле, его красивые желтобурые оттенки, прерванные мелкими коричневыми червеобразными отметинами и полосами, обманывают глаз хищника и человека на расстоянии 10 *м,* несмотря на крупные размеры птицы, до тех пор, пока джек остается неподвижным. Если бы эта птица была окрашена в черный или черный с белым цвета, она привлекала бы внимание за 500 *м.* Ее способность исчезать из вида в обычном для нее окружении почти неправдоподобна. Однажды мы подъехали на автомашине к развалинам вблизи Багдада, расположенным в голой пустыне, для того чтобы пострелять диких голубей. Из машины вышли четыре человека, и после получасовой пальбы рядом с одним из колес машины с голой земли, когда один из нас едва не наступил на него, к нашему крайнему изумлению, поднялся джек» [94]. Этот же автор приводит доказательства (см. гл. 10), тому, что джек, насиживая в гнезде, очень хороша укрыт от острых глаз ловчих соколов.

Выше я говорил о случаях, когда естественное укрытие отсутствует и, следовательно, наиболее подходящей критической позой является распростертая. В противоположность этому, мы обнаруживаем, что многие виды, обитающие в лесах и камышах, принимают прямостоящую позу, которая лучше приспособлена к общим чертам фона. Наиболее поразительным примером является лесной козодой *Nyctibius griseus,* поведение которого будет описано ниже. Эти своеобразные козодои при угрозе опасности выпрямляются, вытягиваются в струнку и застывают неподвижно, принимая положение, в котором птица кажется продолжением сучка, служащего ей насестом. По Белчеру и Смокеру [41], когда птица не чувствует себя настороже, у нее совсем иная внешность: в такие моменты ее «большие красивые глаза широко раскрыты, так что видна золотистая радужина, похожая на совиную; хвост, а иногда и крыло, вытянуты, а вид непринужденный. Но как только замечен непрошенный пришелец, принимается описанное выше положение, но не сразу, а медленно вытягивая тело».

Такое же выпрямленное положение принимается в совершенно иных условиях среды выпями, среди которых позы, скрывающие их в камыше, и криптические инстинкты свойственны нескольким видам, например, большой выпи Старого Света *(Botaurus stellaris)* и североамериканскому *Ixobrychus exilis.* Пальмер сообщает, что он однажды заметил место на болоте, где приземлилась одна из этих птиц. Подойдя ближе, он с «величайшим трудом нашел ее сидящей неподвижно, с поднятым почти вертикально клювом у стебля дикого риса *(Zizania aquatica)»* [453]. Сходное поведение британских птиц описывалось несколькими авторами. Но еще более замечателен пример малой выпи *Ardetta involucris,* маленького южноамериканского вида, размером примерно с бекаса, населяющей болотистые места и гнездящейся среди камышей.

Ее удивительная способность становиться невидимой в случае опасности была описана Гудсоном [276], сообщение которого столь поучительно, столь ярко и столь интересно, что я приведу его полностью: «Однажды в ноябре, во время охоты, я заметил малую выпь, стремительно несущуюся через камыши в 30—40 *м* от меня. Она находилась на высоте около 30 *см* над землей и летела столь быстро, что, казалось, скользила сквозь камыш, не касаясь его. Я выстрелил, но затем убедился, что второпях дал промах. Птица, однако, исчезла при звуке выстрела, и, думая, что я все же, быть может, убил ее, я пошел на место. Она находилась в маленьком, изолированном островке камыша, где я ранее увидел ее; земля внизу и на некотором расстоянии вокруг была совершенно обнажена, и птица не могла улететь незамеченной. И все же, живую или мертвую, ее нельзя было найти.

Тщетно и тщательно проискав ее в камышах в течение четверти часа, я с большим изумлением и неудовольствием бросил поиски и, перезарядив ружье, уже повернулся, чтобы уйти, когда вдруг увидел, что моя выпь стоит не более чем в 20 *см* от меня, на уровне моего колена. Она держалась за стебель камыша, вытянув тело; конец хвоста касался камыша, охваченного ее ногами; длинная тонкая шея была вертикально вытянута вверх, голова и клюв, вместо того чтобы отходить под углом к шее, тоже были вытянуты и направлены кверху. От ног до вершины клюва не было никакой заметной кривизны или неровности, все тело выпи было вытянуто, как стебель тростника; рыхлое оперение заполняло неровности, крылья были прижаты к бокам; нельзя было заметить, где кончалось тело и начиналась шея или отличить голову от шеи, или клюв от головы. Таков был, конечно, вид спереди, при этом наружу была выставлена вся брюшная сторона птицы, имеющая однотонную тускложелтую окраску, под цвет засохшего камыша. Я удивленно разглядывал птицу некоторое время, но она не сделала ни малейшего движения. Я подумал, что она ранена или парализована страхом, и, положив руку на конец клюва, сгибал голову назад, пока она не коснулась спины; когда я отнял руку, голова, как на стальной пружине, подпрыгнула и стала в прежнее положение. Я много раз повторял опыт с тем же результатом; даже глаза птицы оставались все время неподвижными и немигающими, как если бы животное было парализовано. Не удивительно, что так трудно, почти невозможно, было обнаружить птицу в подобном положении! Но как же случилось, что, много раз обходя по камышам вокруг птицы, я не заметил полосатой спины и темноокрашенных боков? Задав себе этот вопрос, я обошел кругом, чтобы посмотреть сбоку, но удивительное дело, я ничего не увидел, кроме подобной камышу передней стороны птицы! Ее движения, когда она быстро или медленно поворачивалась вокруг, так точно соответствовали моим собственным движениям, что я почти усомнился, двигался ли я сам. В течение некоторого времени я продолжал опыт, прижимая вниз голову птицы и пытаясь силой заставить ее принять какое-либо новое положение, но странная упругость оставалась неизменной, поза птицы тоже не менялась. Расхаживая вокруг нее, я обнаружил также, что как только я переходил на противоположную сторону и птица больше не могла изгибаться на насесте, она с величайшей быстротой поворачивала тело в другую сторону, немедленно оказываясь вновь обращенной ко мне брюшной стороной. Наконец я снял ее с тростника и посадил на руку, после чего она улетела прочь, но отлетела лишь на 40 или 50 *м* и села в сухую траву. Здесь она снова применила тот же способ так удачно, что я разыскивал ее 10—12 мин. и был поражен тем, что существо столь слабое и хрупкое имело достаточную силу и выдержку, чтобы его тело

оставалось напряженным п в неизменном положении в течение столь долгого времени».

Сколь ни насыщено это сообщение поучительными деталями, быть может, самым замечательным является инстинктивное обыкновение птиыы подставлять незванному гостю самую узкую поверхность своего тела. В другом месте (гл. 12) мы увидим, что сходная инстинктивная ориентировка, но с совершенно противоположным результатом, встречается у некоторых птиц, пресмыкающихся, земноводных и насекомых, подставляющих врагу *наибольшую,* а не наименьшую поверхность своего тела. Но в таких случаях поведение имеет обратное значение. Нужно увеличить, а не уменьшить себя, нужно показать себя, а не скрываться, нужно испугать врага, а не имитировать окружающую среду. И, конечно, этот же принцип применяется в позах демонстрации или ухаживания у различных птиц и млекопитающих по отношению к самцам-соперникам того же вида или к представителям противоположного пола. Я упоминаю здесь об этих фактах, ибо они показали, что рассмотренная нами инстинктивная ориентация тела не представляет изолированного или случайного явления. Она составляет основную часть тех замечательных особенностей, элементы которых слагаются из изменений формы приспособления окраски, инстинктов поведения и особенностей позы. Эти особенности широко распространены среди различны^ групп животных и в различных типах среды, их действие превосходно приспособлено к среде и образу жизни, их значение заключается именно в маскировке или демонстрации, в защите ИЛИ нападении — и только этим они могут быть объяснены, а успех или неуспех их действия часто решает вопрос жизни или смерти и\ обладателя.

Глава 8

НЕЗАМЕТНОСТЬ ПРИ НАПАДЕНИИ

В одном из предшествующих разделов, обсуждая методы, которыми достигается маскировка, мы касались покровительственной окраски различных хищных животных. Нам предстоит теперь рассмотреть некоторые экологические стороны маскировки при нападении. Хотя значение криптической окраски и инстинктов хищных млекопитающих, змей, рыб, насекомых и других животных косвенно подтверждается множеством фактов, вопрос этот еще предстоит тщательно исследовать как путем наблюдений в природе, так и с помощью экспериментов. Мы здесь рассмотрим данные, связанные с проблемой маскировки в целях нападения.

Критическая внешность и инстинкты, конечно, не являются необходимым условием для хищного питания. Например, водные животные, питающиеся планктоном, подобно сельди, и птицы, питающиеся «воздушным планктоном», подобно ласточкам, не нуждаются в маскировке для нападения, ибо их собственная быстрота или проворство неизмеримо превосходят скорость движения животных, которыми они питаются. В меньшей степени это относится к очень подвижным формам, вроде волков или дельфинов, собирающимся в стаи или косяки, чтобы охотиться за добычей, захватывая ее в результате преследования.

Но у других животных, хватающих добычу внезапно, или из засады, или приманивая ее, положение совсем иние. Большинство рыб сами питаются рыбой, и довольно часто преследуемое животное фактически движется быстрее преследователя. В таких случаях успех охоты полностью зависит от незаметного приближения, или от неузнаваемости, или от ошибки в опознании — *все решает внезапное нападение на бтзком расстоянии.* Только оставаясь неузнанными, такие хищники могут приблизиться, подстеречь или приманить ничего не подозревающую жертву на расстояние внезапного броска. Способы подстерегания и приманивания зависят в большей мере от обмана, чем от маскировки, " будут рассмотрены позднее. Здесь мы рассмотрим тактику незаметного приближения.

РОЛЬ ВНЕЗАПНОСТИ ПРИ НАПАДЕНИИ

Животные могут узнавать о событиях, происходящих на расстоянии, с помощью трех чувств — зрения, слуха и обоняния.

Показательно, что окраска и поведение животного, нуждающегося во внезапности для поимки добычи, изменяются соответственно в трех направлениях, а именно в направлении маскировки внешнего вида и видимого движения, устранения шума и исчезновения запаха.

В отношении первого пункта — маскировки внешности, здесь нужно сказать немного. Однако следует помнить, что используемые оптические принципы и видимые свойства носимого наряда в основном одинаковы для охотника и для дичи. В каждом случае развивались одни и те же основные способы маскировки — общее и изменчивое сходство окраски, скрадывающее затенение, расчленяющая окраска, составные рисунки, камуфляж глаз, затушевывание контура, специфическое обманчивое сходство, заимствованная окраска и т. д. Доказательства, приводимые в разделе, посвященном теории покровительственной окраски (гл. 9), в общем столь же применимы для случаев нападения, как и для случаев обороны.

В своем наивысшем развитии маскировка не менее совершенна у нападающих, чем у обороняющихся, в чем можно убедиться, например, рассматривая замечательных богомолов, изображенных на фото 28. Даже у таких хищников, как крупные кошки и \давы, заметность в природных условиях очень снижена уже одной окраской. Уолфорд, опытный охотник за тиграми, пишет в письме, цитируемом Уоллесом [646]: «Однажды я, преследуя раненого тигра, по крайней мере с минуту не замечал его под деревом в траве на расстоянии приблизительно двадцати метров в разреженных зарослях Тигра заметили туземцы, а затем я настолько хорошо разглядел его, что мог выстрелить, но и тогда я не мог разглядеть, в какого часть тела целился. Несомненно, что окраска тигра и пантеры делает их почти незаметными, особенно при ярком солнечном свете и среди травы; трудно заметить также их полосы и пятна до тех пор, пока они не убитьи. Этот автор сообщил также Уоллесу, что места обитания тигра неизменно покрыты высокой травой, сухой и бледножелтой в течение по крайней мере 9 месяцев в году.

УМЕНЬШЕНИЕ ЗАМЕТИОСТИ ПРИ ДВИЖЕНИИ

Я уже указывал на важность неподвижности для маскировки. Двигающиеся предметы, как бы хорошо они ни были камуфлированы, сразу привлекают глаз. Стивенсон-Гамильтон [590] замечает, что животные еще на больших расстояниях видят движущиеся предметы, но обращают мало внимания на человека, неподвижно стоящего на очень близком расстоянии. Силус и другие авторы также подчеркивали этот факт, хорошо знакомый каждому натуралисту,

При фотографировании птиц из засады именно движение, а не шум, прежде всего вызывает у них тревогу. Ко многим птицам, например к ТJпикам, можно близко подойти по открытому месту, при условии, что фотограф движется прямо и чрезвычайно медленно, так что его движения незаметны. То же в значительной степени справедливо и в отношении активных насекомых, вроде бабочек, которые, если к ним приближаться с достаточной осторожностью, позволяют прикоснуться к себе сачком прежде, чем сделают попытку улететь

То же относится, конечно, ко мнопш другим животным. В Бейре я наблюдал за песчаными крабами рода *Ocypoda,* которые чрезвычайно быстры и пугливы, так что к ним трудно подойти, ибо при малейшем признаке опасности они удирают в норы; однако они остаются на поверхности, подбирая выброшенные морем отбросы или копая свои норки и совершенно не замечая присутствия наблюдателя, при условии его полной неподвижности. При малейшем же его движении они мчатся в укрытия. Точно так же вед\т себя дикие кролики.

Отсюда следует, что проблема маскировки при нападении отличается от проблемы маскировки при обороне одной важной особенностью. В этих взаимоотношениях жертва играет пассивн}ю роль, хищник — активную. Жертва, как мы видели, может оставаться неподвижной в течение дня или при угрозе опасности и таким образом избегать обнаружения. Хищник, наоборот, должен проявлять инициативу. Активные хищники поэтому действуют в невыгодных условиях. В отличие от своей жертвы, они не могут сочетать покровительственную окраску с неподвижностью. Для жертвы неподвижность может означать безопасность, для хищника она должна означать голод. Поэтому неудивительно, что хищники принимают тщательные меры предосторожности, чтобы уменьшить заметность движения при нападении на добычу путем медленного, бесшумного приближения и умелого использования прикрытия.

Приближение украдкой. Подкрадывание для агрессивно-криптического животного имеет такое же значение, как неподвижность для защитно-криптического. О жизненной важности внезапности при нападении можно судить по ловкости, проявляемой хищником подбирающимся к активной добыче на расстояние броска.

Многие рыбы являются законченными мастерами приближения тайком. Пятнобокий солнечник *(Zeus faber)* подкрадывается к мелким рыбам, которыми питается, двигаясь очень постепенно, осторожно и точно, «подобно охотнику, подбирающемуся к дичи по открытой местности, где нет укрытия» [26]. Во время этих маневров его плоское, чрезвычайно тонкое тело, несомненно, способствует тому, что жертва не замечает хищника. Норман

описывает, что хищник в это время пытается подавить свое возбуждение, не спуская глаз с намеченной жертвы [446]. Приблизившись на расстояние 5—10 *см,* рыба раскрывает свой огромный рот, выдвижные челюсти выступают вперед—и ма генькая рыбка попощена.

Панцырная щука *(Lepidosteus osseus),* другой пожиратель мет кои рыбы, медленно подплывает к своей жертве, походя больше на безжизненный кусок дерева, чем на опасного врага, пока челюсти не окажутся в нужном положении для «внезапного конвульсивного бокового рывка головы», губительного для жертвы. «Щука, кажется, обладает бесконечным терпением, производя много предварительных маневров и пробных движений, прежде чем схватит наконец зубами маленькою рыбку» [446] Нельзя сомневаться в том, что приближение облегчается весьма совершенным скрадыванием глаза, о чем мы уже говорили, касаясь родственного *Lepidosteus platystomus.*

Этот способ тихого незаметного нападения достигает высшего совершенства у южноамериканской рыбы тшста *Monocthus polyacanthus,* которая, как описывается ниже, подбирается к своей добыче, не вызывая у нее никакой тревоги, пока ре приблизится настолько, что бегство от завершающего броска вряд ш возможно. Морские игчы применяют сходные способы, приближаясь к креветкам, которыми они питаются, причем трубообразный рог постепенно приближается по прямой линии к ничего не подозревающему рачку

Интересно отметить, что в каждом из описанных выше случаев внешний вид рыбы в большей или меньшей мере обманчив, в каждом случае приближение происходит медленно и украдкой, п в каждом случае передвижение осуществляется не резкими движениями тела, а незаметными колебаниями прозрачных и нежных плавников.

Многие другие животные, ведущие совершенно иной образ жизни, принадлежащие к систематически очень отдаленным группам и живущие в совсем иных внешних условиях, применяют сходную тактику. Па\ии из семейства *Saltindae* останавливаются, завидев мух\, а затем начинают очень медленно приближаться, «подкрадываясь наподобие кошки» и завершая это «молниеносным прыжком через разделяющее пространство) [479].

Это сравнение с движениями кошки очень удачно Представители кошачьих не только приближаются с удивительной ловкостью, они также очень точно учитывают обстоятельства охоты. Например, моя кошка, которой нравятся насекомые, не}томимо охотится за ними, пока *у* нее есть настроение заниматься этим спортом. Но она применяет для разных типов добычи разную технику. Если внимание направлено на комара-долгоножку *(Tipuhdae),oim* знает по опытл ,что здесь достаточно одной быстроты: она престедует насекомое, сбивает его лапой и пожирает. Но *eciJi* надо поймать синюю мясною муху *{CaUiphoia),* разница в способе атаки точно соответствует активности жертвы. Применяя всю технику подкрадывания, кошка приближается, пользуясь укрытием, затем осторожно и медленно подходит, пика не окажется на расстоянии примерно 30 *см.* Тогда следует внезапный бросок, молниеносный \дар лапой—и беспомощное насекомое отправляется в рот.

Весьма сходные приемы знакомы тем, кто видел гекконов, охотящихся за насекомыми. В Пара я часто видел геккона *Hemidactylus mabouia,* подкрадывающегося к добыче, привлеченной в дом светом. Предварительное сближение часто происходит быстро, затем следует медленное подкрадывание, затем подобравшись сантиметров на двенадцать к жертве, геккон делает внезапный, молниеносный рывок, и насекомое схвачено, прежде чем бегство стало возможным.

Несомненно, заслуживает внимания, что животные, столь различные по внешности, по систематическому положению и развитию пловного мозга, как гекконы, кошки и пауки, применяют почти одинаковые способы при приближении к подвижной жертве—способы, невидимому, наиболее подходящие для достижения желаемого результата и требующие минимума видимых движений. Все действия этих животных свидетельств} ют о решающем значении незаметности для успеха. С любой другой точки зрения их инстинкты будут непонятны.

Использование прикрытия. Книги охотников за крупной дичью «одержат много описаний того, как }мело крупные хищники используют укрытия, чтобы подобраться к дичи. Например, Кирби пишет. «Способ нападения леопарда похож на способы других крупных кошачьих. Всегда настороженный, он сразу же слышит отдаленное мычание телят или блеяние коз, установив по направлению звука, что несчастные животные несколько отдалились от защиты крааля, он быстро, но крадучись, следует за ними с подветренной стороны. Ни одна змея в траве не движется бесшумнее. Вытянутое гибкое тело приспосабливается ко всем переплетениям колючих кустарников, и даже величайшая бдительность не может предупредить о его страшном приближении... Леопарды нападают с быстротою молнии, появляясь из крошечного укрытия, казалось бы недостаточного, чтобы спрятать даже зайца> [311].

ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К БЕСШУМНОМУ ПЕРЕДВИЖЕНИЮ

Бесшумность, о которой идет речь в этом разделе, —не пассивное отсутствие звуков, вызванное неподвижностью животного, •а активное приспособление к бесшумному передвижению. Это

важное свойство животных-охотников, ставшее возможным благодаря изменению строения ИЛИ достигаелюе приспособительным поведением. У козодоя, сидящего на яйцах бесшумность—это про сто отсутствие шума, но у кошки, подкрадывающейся к добыче, бесшумность нечто большее — она достигается не благодаря отсутствию движений, а несмотря на них. она обусловлена *по* неподвижностью, а подавлением звуков.

Бесшумность, как инстинкт, достигает своего наиболее высокого развития у высших позвоночных, где она связана с большим диапазоном активности теплокровного хищника. Никто, ком) приходилось изучать животных в природе, не может не поражаться бесшумности приближения хищных птиц и млекопитающих, нуждающихся во внезапности для захвата добычи.

Одним из наиболее своеобразных приспособительных свойств является способность сов к бесшумному полету. При охоте большинство сов полностью зависит от внезапности. Полет сипухи или другого типичного представителя этой группы медлителен, и для него требуется сочетание темноты и бесшумности, позволяющее приблизиться к добыче. Такие способы охоты неприменимы днем, когда хищник виден. Но они были бы безуспешны и ночью, если бы не «бесшумный полет», ибо мелкие млекопитающие, вроде мышей и полевок, невидимому, обладают острым слухом.

В этом отношении охотничьи навыки сов резко отличаются от навыков дневных хищных птиц, где не бесшумность, не скрытность, но именно быстрота нужнее всего при охоте. Дневные хищники могут, подобно пустельге, применять тактику пикирования, паря над жертвой и внезапно падая с неба, или, как чеглок, сбивать птиц, например ласточек и даже стрижей, в воздухе, превосходя их скоростью полета при преследовании.

Полет этих птиц шумен, особенно при большой скорости. Ковард пишет, что «на близком расстоянии шум летящего сокола напоминает звук ракеты». Однако обстоятельства нападения таковы, что шум полета едва ли может изменить исход дела.

Одним из чудес природы является беззвучный, Призрачный полет серой неясыти, тихо скользящей над землей на бесшумных крыльях, подобно сумеречной тени. Эта призрачная бесшумность полета сов обусловлена изменениями строения их перьев, особенности которых были описаны Грахамом [213].

Детали механизма, обеспечивающего бесшумность, читатель может найти в работе Грахама. Здесь достаточно сказать, что бесшумность создается тремя структурами, а именно: особым гребнем на переднем крае крыла, бахромой заднего края и пушистой верхней поверхностью. Первое из этих приспособлений заключается в изменении переднего края перьев, действующего, как настоящий рассекающий край крыла. Оно состоит из жесткого гребня, зубья которою направлены вперед, наклоняясь слегка в сторону и вниз. V сипухи он идет но переднему краю первого большого махового пера. У болотной совы имеется гребень также и на дистальной части переднего края второго большого махового пера, действующего, как передняя кромка, благодаря вырезке пера впереди. У дру'гих видов эти гребни могут присутствовать даже на четырех маховых перьях, всюду, где перья срезаны так, что образуют пазы на конце крыла. Гралам указывает, что шум, создаваемый током воздуха, исходит из области за передним краем, у всасывающей поверхности, где резко падает давление возду'ха. Этот шум ослабляется гребнем, который снижает скорость потока воздуха над передним краем и в то же время отклоняет поток и гасит звук, увеличивая давление непосредственно сзади переднего края. Шум, создаваемый рассекающим краем обычного крыл?, невидимому, усиливается звуками, которые исходят из области позади заднего края крыла, где нижний поток воздуха, находящегося под высоким давлением, смешивается с верхним потоком разреженного, но движущегося с большой скоростью воздуха. У сов задние края всех больших маховых перьев имеют бахрому, несколько напоминающую бахрому шали. Эта бахрома, через которую проходят верхний и нижний потоки воздугха, прежде чем соединиться, повидимому, и предназначена для замедления процесса смешения обоих потоков и предотвращения образования вихрен, сопровождаемого шумом. Наконец, часть верхней поверхности крыльев пушиста и мягкий пух заглушает шум, который иначе создавался бы соседними перьями, скользящими друг по другу во время полета.

Все JTO достаточно интересно. Но особенно замечательно полное отсутствие этих приспособлений у азиатской рыбной совы *(Ketupa flavipes),* специфическая добыча которой, плавая под водой, не может услышать шума крыльев. Таким образом, у этого вида, который, в противоположность своим сородичам, не нуждается в приспособлениях, устраняющих шум, эти приспособления либо никогда не возникали, либо были вторично утрачены.

Сходным образом, домашняя кошка, как и ее более крупные родичи из лесов, саванн и пустынь, становится, подкрадываясь к добыче, чудом бесшумного движения. Это справедливо и в отношении других хищников, особенно ночных. Например, Филипс говорит о цейлонском тонком лори: «Слово «медленный» едва ли подходит к этому лори. Действительно, при солнечном сиянии, сбитый с толку необычной обстановкой и шумом, он крайне медлителен и осторожен; он подавлен, беззащитен и не знает, куда направить путь, чтобы спастись. Но посмотрите на него в сумерках, в знакомой обстановке, и он покажется совсем другим животным. Удивительно проворный и абсолютно бесшумный,

он приближается, как летучая тень, и исчезает бесшумно, как привидение,— настоящий дух тьмы для мелких обитателей лесов, которыми он питается».

МАСКИРОВКА ЗАПАХА: ПРИБЛИЖЕНИЕ С ПОДВЕТРЕННОЙ СТОРОНЫ

Из всех средств внезапного нападения нет ничего более замечательного,чем инстинкт крупных кошачьих, подкрадывающихся к своейдобыче с подветренной стороны. Антилопы и другая дичь имеют сильно развитое обоняние, и, таким образом, этот инстинкт должен играть важную роль при охоте. (Это сказывается и в той стратегии, с помощью которой жертву гонят на врага, что описано многими авторами. Силус дает следующее описание способа, применяемого львами: «Они не хуже самого опытного охотника понимают, что к дичи нужно подбираться с подветренной стороны, если охотишься в одиночку. Но если несколько львов охотятся вместе, некоторые из них иногда подбираются близко к стаду с подветренной стороны, тогда как один или несколько львов подходят с противоположной стороны. Буйволы, зебры или антилопы сразу улавливают запах этих последних и бег^т прямо на львов, поджидающих их с подветренной стороны. Поскольку львы несколько раз устраивали такую штуку с моим скотом, я думаю, что они часто проделывают то же и с дикими животными» [562].

Глава 9

ВОЗРАЖЕНИЯ ПРОТИВ ТЕОРИИ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОЙ ОКРАСКИ II ДОКАЗАТЕЛЬСТВА В ЕЕ ПОЛЬЗУ

Явления приспособительной окраски всегда доставляли обильный материал для спекуляций и споров; в этой главе я пытаюсь дать обзор различных возражений, направленных против адаптивной трактовки фактов, и ответить на эти возражения. Адаптивное объяснение основывается на представлении, что признаки окраски были выработаны в связи с основными потребностями особи —безопасностью и питанием — и что они занимают важное место в борьбе за существование. Хотя последующая аргументация непосредственно связана с теорией покровительственной окраски, многое из того, что будет сказано, в принципе приложимо к явлениям демонстрации!! подражания. Доводы против приспособительной трактовки явлений окраски сводятся, в основном, к следующим 11 пунктам.

I. ПОКРОВИТЕЛЬГТВЕННОЕ СХОДСТВО— РЕЗУЛЬТАТ СКОРЕЕ СЛУЧАЙНОСТИ, А НЕ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ

Примеры случайного сходства. Дин [138] указал, что рискованно безоговорочно провозглашать биологическое значение всякого сходства между животным и его средой, не анализируя фактических данных. Он выдвинул точку зрения, что может иметь место точное критическое или миметическое сходство, не имеющее никакого приспособительного значения; что во многих недостаточно исследованных случаях окраска, кажущаяся «покровительственной*, может оказаться случайной и не имеющей биологического значения. Это положение он подкрепляет несколькими яркими примерами сходства, которые являются только случайными и ничего не значащими. Таковы, например, японский краб *Dorippe,* на панцыре которого явственно очерчен портрет самурая; «ушная кость» кита, в профиль напоминающая лицо скандинавского рыбака; японская рыба *Salanx,* на голове которой как бы начертан герб клана Токугава; бабочка мертвая голова *{Atherontia atropos),* на груди которой виден рисунок человеческого черепа и скрещенных костей; личинка долгоножки *(Tipula abdomlnalis),* которая сзади выглядит словно каракатица. Было бы нетрудно прибавить к списку Дина другие примеры, вроде хорошо известной ры5ы *Arias proops,* череп которой имеет некоторое

сходство с распятием, или шипоглава *Holacanthus semicirculatns*, рисунок хвоста которого напоминает древние арабские письмена* причем «на одной стороне хвоста можно прочесть «ля илла иль алла»/ (нет бога кроме Аллаха), а на другой стороне—«шани алла» (предостережение от Аллаха)» [446].

Если учесть невероятное разнообразие форм, цветов и рисунков у бесчисленных видов животных, обитающих в различной среде, пожалуй, было бы затруднительнее объяснить отсутствие случаев такого сходства, чем их наличие. Их неизбежное существование подкрепляет столь часто подчеркиваемое на этих страницах требование проверки и доказательства частных случаев предполагаемого адаптивного значения, но их наличие не может быть использовано в качестве аргумента против теории покровительственной окраски и мимикрии.

Категории фактов, которые не могут быть объяснены как случайные. Если различные оптические средства, обеспечивающие незаметность, случайны, а не приспособительны, то как можно объяснить следующие факты?

1) В случаях покровительственного сходства природой используются и применяются именно те оптические принципы, которые теоретически обеспечивают незаметность. Можно ли объяснить случайностью, например, сочетание в одном животном сходства окраски со средой, скрадывающей противотени, и расчленяющего рисунка, не говоря уже об инстинктах, которые, будучи связаны с конкретной средой животного и его образом жизни, в еще большей мере подчеркивают, что его внешность имеет важное значение? Можно ли объяснить случайностью использование принципа противотени в окраске животных всех систематических групп и во всех местообитаниях или те соотношения между рисунком и анатомическим строением, которые обнаруживаются при разных типах составной расчленяющей окраски?

2) В пределах всех групп животных, представители которых живут в самых различных внешних условиях, часто наблюдается общая или специфическая связь между окраской разных видов и окраской их непосредственного окружения. Эта связь выражается, например, в предназначенной для нападения криптической окраске кошек *(Felidae),* в защитно-криптических окрасках саранчевых *(Acridiidae)* или, в более узком масштабе, у покровительственно окрашенных форм грызунов, жаворонков, ящериц и других животных, ареалы которых охватывают различно окрашенные биотопы. Такое разнообразие внешности, связанное с разнообразием условий и среды наблюдаемое у более или менее близкородственных животных, невозможно объяснить случайностью.

3) Что касается специальных покровительственных сходств, то в каждом отдельном случае обманчивая внешность определяется, во-первых, точным подражанием форме, часто связанным с резким изменением строения и отклонением от исходного типа; во-вторых, точным воспроизведением деталей, включая сходство окраски рисунка и характера поверхности; в-третьих, приспособлениями поведения, втом числе выработкой специальных криптических поз; в-четвертых, обманными движениями, приспособительной неподвижностью, специфическими инстинктами питания и другими факторами, описываемыми ниже. Результат сочетания этих факторов, подобный наблюдаемому, например, у белонога *Podargus,* листотелки *Phyllium,* саранчевого *Eremocharis* или у любого из многих других животных, упомянутых в этой книге, вряд ли может поддержать точку зрения, что все эти явления — дело случая и лишены биологического значения.

4) В различных типах среды, например среди саргассовых водорослей или на коре лесных деревьев, на песке и скалах пустынь или на песчаном дне прибрежных частей моря, многие представители фауны или даже бóльшая часть ее воспроизводят окраску, характерную для их окружения. Более того, нужно помнить, что этот общий покровительственный наряд, носимый различными представителями каждой данной фауны, развивался независимо в каждой из групп неродственных форм и воспроизводился в каждой группе разными способами, путем изменения совершенно разных типов окраски, строения и поведения. Просто смешно было бы предполагать, что эти результаты являются делом случая.

5) Среди животных, имеющих окраску двойного назначения— одну покровительственную, а вторую, служащую для демонстрации—обычно существует тесная взаимосвязь между расположением окрашенных частей, строением особи, позой покоя и частями, выставляемыми напоказ во время движения или демонстрации окраски; эта взаимосвязь ярко проявляется, например, в различных случаях «вспыхивающей окраски». Эта взаимосвязь столь широко распространена в животном царстве, столь точна у отдельных особей, столь разнообразна по способу проявления и так постоянна в своем действии, что совершенно исключает объяснение ее случайностью.

Короче говоря, случайное сходство не может объяснить ни одну из перечисленных выше категорий фактов, которые, взятые в целом, дают сильнейшее косвенное доказательство того, что покровительственная окраска была важным результатом многовекового процесса органической эволюции, а не ее случайным побочным продуктом.

И. ПОКРОВИТЕЛЬеТВЕННАЯ ОКРАСКА ВЫЗВАНА ФИЗИЧЕСКИМИ ИЛИ ХИМИЧЕСКИМИ ПРИЧИНАМИ

Некоторые критики, в том числе Рузвельт и Силус, пытались объяснить покровительственную окраску прямым воздействием физических или химических факторов, противопоставляя эти объяснение необходимости покровительственной окраски в природе или не связывая обе теории.

Попытки дискредитировать функциональное значение окраски[1] были сделаны в различной форме разными авторами. Например,, высказывались предположения, что прозрачность пелагических форм вызвана прямым влиянием среды, в которой они жив\т f417]; что надевание белого зимнего наряда животными Арктики* является сезонной реакцией на холод [406]; что светлая окраска животных пустыни обусловлена действием физических условий [76]; что цветной рисунок, носимый разными животными, обязан своим происхождением анатомическому строению и соответствует нижележащим анатомическим структурам [4, 333, 380, 633]; быстрые изменения окраски животных, имеющих хроматофорный аппарат, обусловлены тропизмами. Таким образом, с этой точки зрения, любое объяснение явлений необходимостью покровительственной окраски объявляется ненужным и неоправданным.

Не следует смешивать механизм с функцией. Эти представления основаны на недоразумении и являются результатом смешения механизма приспособления у особи с его значением в природе. смешения средства с целью.

Паультон, один из твердых сторонников приспособительного объяснения явлений покровительственной окраски, обратил внимание на прямое усвоение некоторыми гусеницами зеленого пигмента их кормовых растений, но не сделал ошибочного вывода, что их окраска не имеет поэтому биологической ценности [499]. Потемнение окраски у акулы *Mustelus canis* вызываеюя гормоном гипофиза, переносимым кровью к кожным меланофорам,. а посветление — нервной регуляцией [457]; тем не менее в результате рыба принимает ту же окраску, что и окружающая среда, и позтому результат является приспособительным.

Возражения, выдвинутые в связи с принципом противотени^ В качестве возражения против тайеровской гипотезы противотени был выдвинут факт экспериментального получения Кеннингхемом пигмента на нижней стороне тела камбал [128, 129L Является ли в некоторых случаях противотень прямым результатом солнечного освещения, неизвестно. Как показал Лонгли [340], опыты Кенвингхемз доказывают способность света восстанавливать У камбал пигмент, }же существовавший в истории вида, но н©

вызвать его новообразование в тканях, где его никогда прежде-не было. Бесспорно лишь одно, что результатом противотени является маскировка, каков бы ни был механизм, непосредственно ответственный за широкое распространение этого типа распределения пигмента. Но противопоставлять в качестве несовместимого с ним результат, достигнутый прямым воздействием солнечного света, результату, независимо полученному при действии естественного отбора, значит смешивать механизм, действующии внутри особи, с механизмом, действующим внутри вида. Меррей и Хьорт [431] формулируют это положение следующим образом: «Мы не видим необходимости разногласий между двумя теориями, одна из которых говорит об окрасках как приспособительных, служащих целям защиты явлениях, тогда как другая объясняет их происхождение особенностями процесса ассимиляции. Возлгожно, что вторая теория и убедительна во многих случаях, но может ли она объяснить тот механизм, посредством которого организмы приспосабливаются для получения защиты?»

Ни одно объяснение противотени не может считаться удовлетворительным или полным, если оно не объясняет *создающийся внешний облик*—облик, назначение которого в природе заключается в том, чтобы затр}днить опознавание или сделатьего сомнительным. Если, как предполагали, присутствие темного пигмента на спинах пелагических рыб вызвано действием света, а его отсутствие на брюхе объясняется тем, что нижние поверхности тела защищены от световых лучей, то как объяснить, что многие молодые рыбы и другие животные, обитающие в условиях интенсивного освещения поверхностных вод тропических морей, совершенно прозрачны и бесцветны, тогда как глубоководные рыбы, живущие за пределами воздействия солнечных лучей, в общем гораздо сильнее пигментированы, чем какие-либо другие, и однообразно окрашены в черные или черновато-фиолетовые тона, типичные для абиссальных форм? И как с такой точки зрения объяснить ярк\ю окраску ночных видов, обычно отдыхающих днем под выступами кораллов? Как объяснить *рисунки* бесчисленных рыб, живущих в пестрой среде? Поэтому кажется, что критики теории противотени, использующие эти аргументы, приписывают противоположные следствия одной и той же причине. Столь важные исключения чрезвычайно трудно объяснить, е^сли придерживаться теории о влиянии на окраску солнечного света: но они сразу становятся понятны, если их рассматривать с позиций теории адаптации. Мелкие пелагические формы не имеют противотени, но они хорошо защищены заменившим ее средством — прозрачностью. Большинство обитателей рифов и другие прибрежные формы обладают и противотенью и расчленяющим рисунком в среде, где этот рисунок особенно необходим для маскировки. Обитатели

глубин и ночные рыбы рифов, у которых отсутствуют и противотень и рисунок, не нуждаются в подобной защите, живя в такой среде, где они и без того скрыты вечной тьмой.

Окраска пустынных и арктических животных. Я уже касался (гл. 7) желто-бурых, светложелтых или песчаных окрасок, типичных для • обитателей пустынь, устьев рек и прибрежных вод с песчаным дном. Если, согласно Аллену [5], светлая окраска обитателей пустынь вызвана климатическими условиями— солнечным светом, высокой температурой и сухостью,— то как объяснить наличие того же типа окраски у морских форм, живущих на сходном фоне, но в среде, где физические и физиологические условия жизни, равно как анатомическое строение, и родственные отношения самих животных, совершенно иные.

Касаясь локальных форм пустынных животных, так подробно изученных на юго-западе Северной Америки, мы уже говорили о трудности объяснения атмосферными причинами сходства окрасок с разными почвами. Не все пустынные формы имеют светлую окраску. Часто случается, что различно окрашенные формы одного вида встречаются на расположенных рядом горах, не отличающихся существенно ни по климату, ни по растительности. Многие млекопитающие, живущие на темно окрашенных вулканических породах, сами обладают чрезвычайно темной окраской. Наоборот, светлые формы встречаются в районах с высокой влажностью, где почвы по той или иной причине необычно светлы. Скунсы являются примечательным исключением из общего правила совпадения окраски, столь широко распространенного у других млекопитающих этой области.

Как уже упоминалось, белая окраска арктических млекопитающих и птиц приписывалась действию холода. Но многие формы, например соболь, росомаха и ворон, находящиеся под воздействием того самого фактора, которому приписывают появление белого цвета, остаются темными или черными в течение всего года—• несоответствие, легко объяснимое их внешностью и образом жизни, потому что по той или иной причине именно этим формам белая окраска не нужна. Так, ворон, всеядный пожиратель отбросов и падали, не имеющий потенциальных врагов, сохраняет свою черную одежду и зимой, тогда как полярная сова, хищник, которому покровительственная окраска, безусловно, должна быть выгодна во время дневной охоты в продолжение длинного полярного лета, и летом и зимой одета в белую одежду. Северный медведь, песец и горностай также носят белый охотничий наряд, первый — в течение всего года, два другие — зимой, тогда как -соболь, частично растительноядный, живущий и охотящийся среди хвойных деревьев, с корой которых гармонирует его темнокоричневая окраска, и росомаха, исключительно ночное животное,

питающееся отчасти падалью,— оба сохраняют бурое одеяние на протяжении всего года.

То же самое мы видим и у различных травоядных. В Северной Америке лось, северный олень и мускусный бык защищены кр\пными размерами и стадным образом жизни и не имеют белой криптической окраски, одеваемой зимой и тундряной куропаткой, для которой незаметность является главным средством защиты. На севере Шотландии куница и кролик сохраняют темный мех на высотах, на которых горностай, ласка и заяц-беляк одевают белый. Но первая, в противоположность живущим на земле горностаю и ласке, живет преимущественно на деревьях, а второй имеет готовое убежище — нору.

Расчленяющие расцветки не зависят от строения тела. Тейлор [633], МакКук [380] и другие пытались объяснить пятна и рисунки животных на основе нижележащих структур, например ребер, нервов, кровеносных сосудов и т. д. Несомненно, в некоторых случаях это может частично объяснить механизм, посредством которого у особи развиваются различные элементы рисунка. Но, как мы видели, изучая распределение и форму расчленяющих рисунков на теле, любое объяснение их одним только анатомическим строением совершенно неудовлетворительно. Несомненно, что как форма, так и расположение подобных рисунков совершенно не зависят от анатомического строения. Эти рисунки часто нарушают все анатомические границы, проходят через различные органы, совпадают на различных частях тела или даже переходят через пространства между ними, полностью игнорируя анатомическое строение, если только это строение нельзя использовать для усиления маскировки, для создания внешнего вида, долженствующего спрятать животных и затруднить его опознавание.

Приспособительный характер покровительственной окраски. Положение вещей станет еще яснее, если мы на время обратимся к другому типу защитного или наступательного приспособления, например, такому, как быстрота. В наши дни быстрого передвижения и приспособленных к быстрому движению судов, подводных лодок, автомашин, самолетов и локомотивов каждый имеет некоторое представление о значении слова «обтекаемый». Существует определенный, соответствующий законам механики тип очертаний тела, который уменьшает сопротивление при движении через относительно плотную среду и тем самым повышает скорость (точно так же, как существуют определенные, соответствующие законам оптики, типы окраски, которые способствуют уменьшению заметности и делают маскировку возможной). Такова обтекаемая форма некоторых кальмаров,

акул, тунцов, ихтиозавров и дельфинов, которая развилась независимо в различных классах животных, живущих в сходной среде (точно так же, как одинаковые покровительственные наряды надеваются систематически неродственными животными в одинаковой среде, подобно «пыльникам» пустынных животных или зеленым мантиям бесчисленных тропических древесных ящериц, древесных змей древесных лягушек и живущих на деревьях жуков, полужесткокрылых и прямокрылых). Обтекаемая форма этих животных была создана и определена средой, в которой они живут [242]. Но что эта форма связана также с *образом жизни который они ведут в этой среде,* а именно, что она развилась в связи с необходимостью быстрого движения, очевидно из того факта, что многие другие обитатели океана имеют тела совсем другой формы, приспособленные для пассивного плавания, для медленных плавательных движений, для движения ракетного типа или для нахождения в засаде. Здесь я хочу подчеркнуть, что, какую бы роль ни играла среда в образовании обтекаемой формы, этот веретенообразный контор, столь ясно выраженный у кальмара *Todarodes sagittatus,* голубой акулы *(Carcharinus lamia),* бонита *(Gymnosarda pelamis),* обыкновенной скумбрии *{Scomber scombrus),* косатки *{Orca gladiator)* и дельфина *{Delphinus delphis),* не имеет никакого значения, кроме *обеспечения быстроты.* Критики теории покровительственной окраски аналогичным путем должны были бы прийти к выводу, что быстрота не является функцией обтекаемой формы тела (точно так же, как они доказывают, что маскировка не является функцией покровительственной окраски); тогда как стороники теории маскировки утверждают, что покровительственная окраска, подобно быстроте, имеет функциональное значение и на самом деле жизненно необходима для различных животных, зависящих от нее, как от средства захвата добычи или спасения от врага.

Делая эти замечания, я не хочу, чтобы их поняли как сомнение в том, что в различных случаях внешние факторы — свет, температура, пища и т. д.— ведут к образованию у животных различных типов покровительственной окраски. "Я хочу лишь подчеркнуть, как неполно и неудовлетворительно любое «объяснение» критических явлений, не принимающее во внимание *создающийся облик,* облик, в котором объективно выражается маскировка от глаз врагов или добычи. Короче говоря, это два скорее взаимодополняющих, чем взаимоисключающих объяснения одного и того же явления. Непосредственные химические и физические механизмы различны при различных обстоятельствах, но основные оптические законы одни и те же во всех случаях; и эти законы нельзя полностью понять иначе, как изучая образ жизни и взаимоотношения животных в природе. К сожалению, скрупулезное изучение в лабораториях веществ

и процессов, связанных с явлениями окраски, отвлекло внимание от роли этих веществ и процессов в природе.

III. ЖИВОТНЫЕ, У КОТОРЫХ НЕТ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОИ ОКРАСКИ, ПОВИД1ШОМУ, ЧУВСТВУЮТ СЕБЯ В ПРИРОДЕ ТАК ЖЕ ХОРОШО, КАК ТЕ, КОТОРЫЕ ЕЕ ИМЕЮТ

Некоторые возражения против теории покровительственной окраски построены на столь очевидно ложных предпосылках, что едва ли заслуживают серьезного рассмотрения. Одно из таких возражений, стремящихся дискредитировать ценность покровительственной окраски, основывается на том, что животные, не обладающие покровительственной окраской, живут в природных условиях повидимому, не хуже тех, которые ее имеют. Иными словами, если покровительственная окраска нужна, то почему же не все животные имеют критическую внешность?

К этой категории относятся возражения, выдвинутые Робсоном и Ричардсом [543], когда они говорят о «капризном появлении покровительственного сходства», проявляющемся, например, в его высоком совершенстве у палочников *(Phasmidae)* и его сравнительном отсутствии у наземных моллюсков. Они ссылаются также на несомненный факт, что «существует много примеров животных, не защищенных таким способом».

Такие утверждения, конечно, применимы к любым признакам животных, например к инстинкту затаивания или к наличию яда. Если же применять их в качестве аргумента против ценности покровительственной окраски, то столь же логично предположить, что ни крылья птицы, ни грудные плавники летающих рыб не нужны им ни для бегства от врага, ни для ловли добычи, потому что страусы и большинство рыб живут и процветают в борьбе за существование, несмотря на неспособность к полету. Можно с таким же правом спросить, почему же все животные не носят панцыря, не быстры, не ядовиты? Почему не все они являются паразитами, или роющими, или глубоководными формами? Приспособительная окраска есть лишь одно из бесчисленных средств, выгодных для животных в их сложных отношениях между собой и с условиями среды.

К этому же роду относится и возражение Бекстона, когда он говорит, что окраска пустынных животных не может иметь защитного значения, ибо некоторые пустынные формы, как, например, ворон и многие жуки, одеты в очень заметный черный наряд. Такое одеяние, как он полагает, нужно считать неподходящим, «если только мы не откажемся от теории покровительственной окраски» [76]. Но, по крайней мере в некоторых случаях, его исключения скорее подтверждают, чем опровергают теорию покровительственной окраски, так как они относятся к животным,

образ жизни которых не вызывает необходимости в критическом сходстве. Чекканы, например,—это активные, беспокойные птицы, чрезвычайно бдительные и подвижные по образу жизни. Кроме того, они могут не полагаться на покровительственною окраску в критический период насиживания потому, что гнездо хорошо укрыто в щелях среди камней или в расщелинах скал. Поэтому они и не нуждаются в пустынной окраске. Точно так же и ворон, которому не нужна маскировка ни для добывания пищи, ни для безопасности, носит свое заметное черное оперение от снегов Арктики до пустынь. С другой стороны, как мы уже видели, виды пустыни, образ жизни которых требует маскировки, обычно одеты в критические песочные тона.

Аналогичным образом Кэно [124], выступая против теории отпугивающей окраски, выдвинул возражение, что различные опасные для врагов животные, например электрический скат, многие жабы и ядовитые змеи, имеют криптическую окраску. Но нет ничего странного в том, что некоторые хорошо защищенные формы используют покровительственную окраску в качестве «первой линии обороны» или в качестве средства незаметного приближения к своей жертве, тогда как другие используют в качестве преимущества то, что их очень легко узнать.

Таким образом, ответ на это возражение заключается в том, что каждый случай нужно рассматривать в его специфике. Каждое животное ведет свой особый образ жизни, каждое занимает свое особое место в окружающей среде, каждое имеет свои особые отношения с биоценозом, часть которого оно составляет.

IV ЖИВОТНЫЕ ЖИВУТ НЕ ТОЛЬКО НА ТОМ ФОНЕ, С КОТОРЫМ ОНИ СХОДНЫ

Большинство животных — активные существа, образ жизни которых приводит их в соприкосновение с разными условиями окружающей среды. Покровительственная окраска поэтому редко может достигать совершенства, но теория, утверждающая, что маскировка полезна в качестве меры защиты или нападения, и не требует от нее полного совершенства. Однако в связи с этим обнаруживаются следующие категории фактов. Во-первых, многие животные в разных типах среды имеют весьма примечательное сходство со своим обычным окружением. Во-вторых, сходство достигает своего высшего развития у животных, распространенных только в определенных условиях среды (например, у большинства обитателей морских водорослей и пустынь), или связанных в критический период своей жизни с определенными местообитаниями (например, гусеницы — со своими кормовыми растениями, птицы — с местами своего гнездовья), или же инстинктивно отступающих под защиту окружения, на которое они походят (например, некоторые коралловые рыбы). В-третьих, там, где нет этой связи между окраской и средой, объяснение обычно может быть найдено в условиях жизни, как, например, в крайних случаях, у глубоководных или пещерных животных, где приспособительная окраска не может принести пользы, потому что она невидима, и где в действительности ее и нет. Показательно, что такие животные обычно не имеют *рисунков,* составляющих столь существенный элемент «маскарадного костюма», носимого большинством покровительственно окрашенных форм.

Нужно помнить также, что наличие, скажем, ряда различных видов птиц или рыб на одном месте и в одно время вовсе не означает, как полагают, повидимому, некоторые авторы, например Дьюар и Финн [140], что эти виды занимают одну и ту же нишу. Некоторые, может быть, питаются вне своего обычного места обитания, тогда как другие отдыхают внутри него; одни могут находиться на границе своего географического ареала, а другие — в его центре, одни могут быть стенотопны, тогда как другие— эвритопны. При попытке определить биологическую характеристику вида в отношении окраски нужно учитывать много факторов: географическое распространение и экологическое местообитание, суточную активность и сезонные передвижения, пищу и способы питания, позу и место отдыха, инстинкты, врагов и средства обороны.

V. ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННЫЕ ОКРАСКИ, СТЕПЕНЬ РАЗВИТИЯ КОТОРЫХ КАЖЕТСЯ ЧРЕЗМЕРНОЙ

Против приспособительного толкования криптической окраски выдвигается также довод, что эта окраска часто излишне детальна и совершенна. Об этих «последних мазках совершенства» говорит Лулл, утверждая, что «*КаШта* идет в этом отношении слишком далеко, так как гораздо менее совершенная имитация была бы достаточна для всех практических целей, а мы не можем вообразить отбор, совершенствующий приспособление за пределы полезности» [370].

Соревнование и поиски пищи. Каждый, кто взял на себя труд изучить пищу и инстинкты питания птиц в природных условиях, обнаружит, что как группа в целом птицы исключительно упорны, гибки и изобретательны в средствах добывания пищи. Связаны ли их инстинкты с традицией, подражанием или опытом, но они используют каждый доступный источник пищи, они обследуют каждый участок окружающей среды, они применяют все мыслимые способы для отыскивания и ловчи добычи. Возьмем в качестве иллюстрации насекомоядные виды. Где бы ни обитали насекомые, там встречаются и птицы, охотящиеся за ними,—

на морском берегу и в песках пустыни, в маленькой роще и в могучем тропическом лесу, на лугах умеренной зоны и в субтропических саваннах, на прибрежных равнинах и на вершинах гор. Если мы обратимся к способам добывания пищи, мы снова видим бесконечную гибкость и приспособляемость видов и особей. В поисках насекомых синицы и корольки обшаривают ветви и листву, дятлы вскрывают кору; поползни и пищухи добывают насекомых на ее поверхности; медососы и колибри ищут их в цветах, мухоловки и щурки слетают с ветвей и ловят жертву в воздухе; козодои, ласточки, стрижи и пустельги охотятся на лету; трясогузки, чекканы и множество других — на земле; скворцы и воловьи птицы ищут насекомых на животах и спинах других животных.

Среди птиц, охотящихся за другой добычей, наблюдаются сходные явления. В качестве примера можно взять рыболовов — анхинг, ножеклювов, цапель, зимородков, скоп, пеликанов, бакланов, морских чаек, кайр, поморников и пингвинов; каждый имеет свой особый участок охоты — реку, озеро, }стье реки, прибрежные воды или открытое море; птица летает над своим участком или парит над ним, подстерегает добычу, сидя на скалах или плавая; она хватает ее когтями или пронзает клювом, бросается сверху или сбоку, ловит сообща или в одиночку; внезапно нападает из засады или настойчиво преследует.

Далее, изучая особенности поведения отдельных птиц при питании, мы получаем новые доказательства, сколь умелы и успешны их способы обнаружения различных родов добычи в природе. Это хорошо иллюстрируется на примере гарпии-вилохвоста *(Cerura bifida)* из сем. *Notodontidae.* Куколка этой бабочки, которая прикрепляется к коре тополя и осины, заключена в кокон, состоящий из отгрызанных кусочков коры, который хорошо скрывает ее от глаз человека. Но разные птицы, питающиеся на коре, легко обнаруживают эти коконы, продырявливают их и извлекают куколку. Мосс сообщил мне, что близ Кембриджа и Норвича он часто находил пустые коконы, из которых птицами была вытащена куколка. Эти коконы по темным дырам на их боках он обнаруживал на тех деревьях, где раньше не мог их найти, несмотря на самые тщательные и терпеливые поиски. Но птицы, у которых привычка плевать играет важную роль в раскрытии маскировки [503], а острые глаза гораздо лучше приспособлены к их среде и лучше видят детали, чем самый наблюдательный и опытный натуралист, легко обнаруживают куколок. Сходным образом, некоторые виды, рыщущие среди листвы, выучились нападать на коконы, подобные кокону кольчатого шелкопряда *(Malacosorna neustria),* пробивая дыру в листе на месте прикрепления кокона, т. е. в самом тонком его месте. Многие виды, питающиеся на деревьях и на земле, подобно синицам и скворцам, пользуются тем, что

дви)кущееся насекомое гораздо легче найти, чем неподвижное, и охотятся группами, причем каждая отдельная особь ловит насекомых, вспугн)тых целой стаей. Этот способ охоты достигает своей наиболее специализованной формы в случаях, когда некоторые питающиеся на земле насекомоядные птицы сопровождают травоядных млекопитающих для того, чтобы ловить насекомых, вспугнутых ногами их крупных союзников. Особенно интересно, что, как и в случае других способов питания, этим методом пользуются, независимо друг от друга, многие неродственные виды в разных частях света. Так, в Англии часто можно видеть трясогузок, сопровождающих овец и крупный рогатый скот. В Парагвае скот выполняет эту же работу для черных ани, в Кении желтоспшшые цапли присоединяются к слонам и буйволам, а в Судане за слонами с теми же целями следуют серые цапли и корппны [92].

В общем сказанное выше относится и к другим группам активных хищников: рыбам, лягушкам, ящерицам и млекопитающим. Наблюдая всю эту деятельность, которая порождена голодом и приводит все группы хищных животных в разнообразнейшие условия среды и к разнообразнейшим образам жизни, чтобы всеми возможными способами искать и ловить добычу, можно ли сомневаться, что любые изменения формы, окраски и инстинкта, затрудняющие обнаружение или поедание этой добычи, имеют для их обладателей ценность в непрекращающейся борьбе за существование?

Борьба за **безопасность.** На натуралистов всегда производила впечатление интенсивность борьбы за существование, борьбы за пищ\ и безопасность в тропических лесах. Днем и ночью идут там поиски добычи. Мосс [420], много лет исследовавший жизнь животных в лесах Южной Америки, пишет о ранних стадиях бражников, имеющих бесчисленное множество хищных врагов, к которым относятся различнейшие птицы, млекопитающие, ящерицы, змеи, древесные лягушки, жабы и насекомые: «Тщательные и продолжительные поиски приводят к обнаружению множества яиц и молодых личинок этих видов на молодых веточках и свежераспустившихся листьях, но вы недолго будете встречать их там. Множество пустых скорлупок от яиц, множество недавно объеденных листьев говорят лишь о том, что поедавший был съеден сам. Двумя неделями позднее вам едва удастся найти одну единственную гусеницу, которая как-то избежала обнаружения и стала слишком толстой и жирной или слишком похожей на змею, чтобы ее можно было съесть. В подобных случаях опустошения огромны, и ясно, что лишь ничтожная часть этой потенциальной жизни может достигнуть зрелости. Наблюдая постоянное хищничество ящериц или других врагов насекомых, удивляешься не тому,

что большинство видов бабочек здесь редко, но тому, что многие редкие виды вообще выживают».

В отношении хищных насекомых он пишет: «Недавно нападение обыкновенной черной хищной осы показало мне очень ясно, почему вчерашних здоровых молодых гусениц сегодня уже нельзя найти.. При попытке, в остальном успешной, развести крупный вид *Citheronia,* распространенный в Пернамбуко, но неизвестный здесь, я вывел из яиц около 300 молодых гусениц. Они воспитывались в моей ванной, пока не достигли второго или третьего возраста и размеров в 2,5—3 *см.* Затем, считая их достаточно крупными, чтобы противостоять стихиям, и достаточно сильно вооруженными иглами, чтобы отогнать хищных врагов, я поместил их в большой, открытой с одного конца сетке на гуавовом дереве с густой листвой, росшем на кладбище. Три дня спустя из моих 300 гусениц осталось только 3 в результате деятельности гнусных черных ос-разбойниц, еще и теперь продолжавших обыскивать ветви; одна из них даже сидела внутри сетки, разжевывая остатки гусеницы и приготовляя из них фарш. Так как больше никаких следов гусениц найти не удалось, я думаю, что большинство их было унесено в осиное гнездо*.

Способы защиты связаны со способами нападения. В свете этих фактов становится совершенно неубедительным довод, что какой-либо пример покровительственной окраски слишком совершенен, чтобы причиной его возникновения могла быть потребность в защите. Я вижу не больше оснований сомневаться в том, что внешность насекомого, например *Tanusia,* связана с необходимостью маскировки, чем в том, что форма рыбы, например скумбрии, связана с необходимостью быстрого движения. *Tanusia* замаскирована надкрыльями листообразной формы; их пятнистая окраска симулирует начало разложения листа вырезанные края напоминают объеденный лист, прозрачные пятна — неправильные дыры, а тусклый рисунок — серые пятна плесени; скумбрия имеет обтекаемую форму тела, тонким и изящным очертаниям которого соответствуют даже глаза и жаберные крышки. так что никакие дефекты формы не препятствуют ее движению. Прежде чем утверждать, что обманчивая наружность кузнечика или бабочки излишне совершенна, мы должны сначала удостовериться, каковы острота зрения и способность опознавания у их естественных врагов. Дело в том, что в природе непрерывно происходит совершенствование и эволюция как способов защиты так и средств и способов нападения. Их результаты в области обороны проявляются в таких средствах, как быстрота, бдительность, панцырь, защита шипами, инстинкт рытья, ночной образ жизни, выделение яда, отвратительный запах, защитно-криптическая, отпугивающая и миметическая окраски. В то же время у хищников развиваются быстрота и внезапность нападения, засады, приманки, острота зрения, когти, зубы, жала, ядовитые укусы, агрессивно-криптическая и приманивающая окраски. Соответственно возрастающей быстроте преследователя развивается большая быстрота преследуемого, защитная броня развивается в соответствии с оружием нападения; точно так же совершенство маскировки развивается в ответ на совершенствование органов зрения, которые у многих хищников, в особенности у птиц, столь мощны, что нет оснований считать даже наиболее сложные криптические наряды тропических насекомых, вроде *Tanusia* и *Kallima,* развитыми в большей мере, чем это необходимо.

VI. ПТИЦ И ДРУГИХ ЗОРКИХ ХИЩНИКОВ НЕ ОБМАНЫВАЮТ ДАЖЕ САМЫЕ СОВЕРШЕННЫЕ КРИПТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Многие авторы выдвинули другое возражение, прямо противоположное предыдущему, а именно, что обманчивая внешность криптических животных недостаточно совершенна для обмана птиц и других остроглазых врагов, против которых бессильны и самые совершенные переодевания.

Силус [562] предполагает, что и зрение хищных животных «должно было настолько совершенствоваться, что никакая окраска или комбинация окрасок не может скрыть от них любое животное, обычно служащее им добычей». Но если (а в этом, резонно рассуждая, нельзя сомневаться) оптическое действие покровительственной окраски заключается *в увеличении трудности обнаружения,* эта возросшая трудность будет испытываться обладателем любого глаза, способного дать ясный зрительный образ, как бы ни был тренирован лежащий позади этого глаза мозг.

Защита относительна и не означает полной безопасности от нападения. Выдвигалось возражение, что птицы обнаруживают обман гораздо легче человека и уничтожают насекомых, несмотря на их так называемую «защитную» окраску. Это, может быть, правильно в отношении некоторых насекомоядных видов; но это нельзя рассматривать в качестве серьезного довода против теории покровительственной окраски. Никто не думает, что криптические животные находятся в полной безопасности от нападения, да этого и не требует теория покровительственной окраски.

Большая часть активной жизни таких птиц, как синицы, корольки, крапивники, поползни, пищухи и дятлы, проходит в поисках насекомых и пауков на коре. Джедд [297] показал, что многие виды обычно питаются покровительственно окрашенными долгоносиками, кузнечиками и гусеницами пядениц. Но из-за того, что обман часто неудачен, мы не имеем права считать его

бесполезным в борьбе за жизнь.Такая точка зрения просто нелепа, но, тем не менее, она часто выдвигается в качестве доказательства, что покровительственная окраска не может быть использована как средство защиты от врага.

Несомненно, одной из причин недоразумений является характер обычно используемых доказательств. Изучая содержимое птичьих желудков и находя в них остатки прокриптическпх насекомых, мы имеем как будто бы положительное доказательство неуспеха покровительственной окраски. Но этот способ изучения не дает дополнительных сведений о числе подобных насекомых, избежавших обнаружения благодаря тому самом} приспособле нию, которое не спасло их собратьев. Мы видим поражения, но не видим победы.

Значение защитных приспособлений в связи с автотомией. Это положение можно сделать совершенно ясным, если рассмотреть — путем аналогии — защитное приспособление, отличающееся от покровительственной окраски тем, что можно легко получить положительное доказательство его эффективности в природе в качестве средства защиты. Таково приспособительное строение хвостов некоторых ящериц. Многие виды их, принадлежащие к семействам гекконов, тейю, геррозавров, настоящих ящериц и спинков, обладают способностью к автотомии. Благодаря их быстроте и проворству, а также их незаметному образу жизни и характеру окружающей среды, где имеется множество убежищ, их трудно поймать, и часто враги успевают только схватить их за хвост. Если это случилось, хвост обламывается и остается, сильно дергаясь и извиваясь, в лапах или пасти преследователя, внимание которого благодаря этому отвлекается, в то время как ящерица скрывается в надежное убежище. Впоследствии у ящерицы вырастает новый хвост, который, однако, отличается от первоначального необычной чешуей и отсутствием позвонков. Эта способность к автотомии, требующая спепиальных изменений строения хвоста и особых рефлексов со стороны его обладателя, явно приспособительна. Вылавливая большое число ящериц и устанавливая процент особей с отрастающим или регенерировавшим хвостом, можно получить количественные данные, показывающие ценность автотомии. Каждый, собиравший ящериц в тропиках, знает, сколь многочисленны такие особи. Доказательство подкрепляется нахождением автотомированных хвостов в желудках птиц или змей. Так, Мэзон и Максвелл-Лефруа [397] обнаружили два хвоста ящериц в желудке кукала *Centropus sinensis,* а в Восточной Африке Ловеридж извлек хвост сцинка *Шора sundevallii* из желудка змеи *Rhamphiophis rostratus,* два хвоста сцинка *Ablepharus wahlbergii* — из желудков волчьего ужа *Lycophidion capense* и четыре — из желудка кустового ужа *Philotkamnus semivariegatus* [366]. И тем не менее, несмотря на автотомию, ящерицы часто поедаются различными врагами, из которых птицы и змеи, несомненно, самые страшные. Ящерицы входят в нормальное меню многих птиц и в некоторых случаях составляют важную долю пищи, как можно видеть из работ Баннермана [18], Ловериджа [364, 365], Питерса и Ловериджа [468], Старка и Склэтера [5851 и других исследователей биологии птиц Африки. В этой зоогеографической области в число видов, поедающих ящериц, входят цапли *(Ardea),* выпи *(Tigrornis, Ixobrychus),* аисты *(Ciconia),* орлы *(Aquila, Lophaetus),* сарычи *(Buteo),* ящеричные сарычи *(Kaupifalco),* луни *(Circus),* голощекие ястребы *(Polyboroides),* крачуны *(Circaetus),* ястребы *(Astur),* пустельги *(Tinnunculus),* коршуны *(Milvus, Elanus),* секретари *(Serpentarius),* сычи *(Glaucidium),* вороны *(Corvus),* абагамы *(Bucorvus)* и зимородки *(Halcyon).* Так, желудок одного сарыча *(Buteo rufofuscus auguj-)* содержал пять сцинков и четырех хамелеонов, а один секретарь, застреленный на Капском плато, недалеко от Кейптауна, съел не менее восьми хамелеонов и не менее двенадцати ящериц двух видов, в добавление к черепахе, трем лягушкам, одной гадюке, двум саранчевым, двум перепелам и другим животным. В этой же области на ящериц охотится множество змей, в том числе *Philothamnus, Coronella,* зеленые змеи *(Chlorophis),* волчьи ужи *(Lyrophidion),* кошачьи змеи *(Tarbophis),* песчаные змеи *(Psammophis), Thelotornis, Dispholidus* и многие другие, а также вараны и мангусты [20, 360, 361, 363, 366]. Но никто не будет утверждать в силу этого истребления, что автотомия есть ненужное свойство, не имеющее биологического значения. Н в таком же свете я рассматриваю покровительственную окраску. Нельзя считать, что покровительственная окраска защищает во всякое время или от всех врагов, как нельзя считать, что быстрота или закапывание, ночной образ жизни или броня, ядовитые выделения или автотомия всегда действенны. Ценность каждого из этих средств относительна.

Нужно также помнить, что анализ содержимого желудков не дает сведений о поведении злополучного животного непосредственно перед его гибелью. Данные, которые будут рассмотрены ниже, указывают на значение неподвижности и фона, на котором находится жертва. Самая совершенная покровительственная окраска мало поможет особям, которые двигались в присутствии врага, или случайно оказались на фоне, на котором были заметны, а против этих-то особей и действует в первую очередь избирательное истребление.

Далее, утверждение Энца [166], что птицы способны различать жертву на далеком расстоянии и независимо от криптической окраски, совершенно необоснованно и опровергается данными, приводимыми ниже.

VII. НЕЗАМЕТНОСТЬ БОЛЬШЕ ЗАВИСИТ ОТ НЕПОДВИЖНОСТИ. ЧЕМ ОТ ОКРАСКИ

Друг1Й тип критиков склонен преуменьшать значение покровительственной окраски на том основании, что незаметность обусловливается скорее *неподвижностью,* чем *цветом* и *рисунком.* Этой точке зрения противостоят две группы фактов, которыр в природных условиях тесно связаны между со5ой.

Трудно переоценить значение неподвижности в качестве средства маскировки. При движении самые л>чшие покровительственные окраски могут потерять действенность. Бóльшая легкость обнаружения движущихся предметов прекрасно иллюстрируется упомянутой выше привычкой некоторых насекомоядных птиц, например трясогузок и скворцов, сопровождать овец и крупный, рогатый скот для того, чтобы ловить насекомых, вспугнутых копытами пасущихся животных.

Биологическое значение неподвижности для защиты или нападения становится еще понятнее в св?те исследований по психологии зрения. Известно, что многие животные реагируют почти исключительно на предметы находящиеся в движении, тогда как неподвижные предметы они замечают плохо. Это верно в отношении многих хорошо изученных млекопитающих, например собак, оленей, лошадей и зайцев [300]; земноводных, например лягушек, жаб и саламандр [402]; разных ящериц и рыб; насекомых [168, 626]; пауков [236] и головоногих моллюсков например осьминога [52] Такие животные обращают мало внимания на врагов или добычу, пока те неподвижны, но реагируют немедленно, как только заметят движение. Отсюда важность общей приспособительной неподвижности и ночного образа жизни, столь часто встречающихся у криптических животных, и особых инстинктов «застывания» и «мнимой смерти», проявляющихся у многих птиц, жуков и других животных в моменты опасности.

Но не следует думать, как это часто делают, что покровительственная окраска не имеет значения при движении. Это крайнее и нелогичное мнение высказывалось рядом авторов. Так, например, Беддард [33] утверждал категорически: «Отсутствие движения абсолютно необходимо для покровительственно окрашенных животных». Сходные мнения высказывались Пальмером [453], Силусом [562], Вернером [660] и другими.

Незаметность зависит от ряда факторов а не только от покровительственной окраски и неподвижности. Указанные авторы справедливо подчеркивают жизненное значение неподвижности, столь строго соблюдаемой в природе бесчисленными покровительственно окрашенными животными. Но и в покое и в движении покровительственно окрашенное животное будет опознано с относительно бóльшим трудом и за ним труднее будет следить глазами, чем за животным, окраска которого менее гармонирует с окружающей средой.

Это правило находит применение в окраске мячей, применяемых для тенниса, крикета, гольфа и других игр: всегда избирается красный или белый цвет, поскольку мячи такого цвета больше бросаются в глаза и легче отыскиваются на травяном фоне. Попытавшись играть в гольф травянисто-зеленым мячом, уже не усомнишься в относительной ценности покровительственной окраски движущегося предмета.

Этот же принцип справедлив и в отношении покровительственной окраски движущихся животных. В тропическом лесу глазу нелегко уследить за летящей бабочкой, если она покровительственно окрашена. Моттрам имел в виду то же самое, когда писал: «Стаю шотландских куропаток, летящую над вереском, можно проследить глазом лишь очень недолго; но если в стае есть хотя бы одна частично белая птица, за ней можно следить, пока она не пролетит около мили. Энтомологи знают, как трудно поймать на лету некоторых малозаметных бабочек не из-за их быстроты, но потому, что они быстро теряются на фоне местности» [427]. Это заключение подтверждается также явлением смены окрасок у рыб, живущих среди рифов, например *Iridio bivittatus* и многих других, которые воспроизводят на своем теле господствующие оттенки среды, через которую они проплывают [340].

В противоположность животным, глаза которых легче обнаруживают движение, чем форму, у приматов и особенно у дневных птиц хорошо развита способность различать формы в положении покоя. Это может заметить всякий, внимательно наблюдающий за питанием птиц, ищущих и выбирающих съедобные неподвижные предметы, например семена и насекомых, из их сходно окрашенного, но несъедобного окружения, что возможно лишь для глаза, способного мгновенно распознавать мельчайшие различия размеров, цвета, формы и строения. Точные доказательства этой способности распознавания даны экспериментальной зоопсихологией. Например, Кац [300] показал, что куры были способны замечать и различать предметы разной формы. «Из зеленых гороховых стручков или какого-нибудь другого съедобного материала можно легко вырезать разные Фигуры, примерно одинаковой площади. Если помещать перед курами фигуры двух типов так, чтобы один тип фигур лежал под с теклянной пластинкой, а другой — на ней, птицы очень быстро выучиваются клевать только фигуры первого типа, лежащие на стеклянной пластинке. После этого они не трогают фигуры второго типа даже тогда, когда они лежат на стекле. Выработка такого навыка была бы невозможна, если бы куры не могли различать разные формы».

В свете этих и подобных наблюдений необходимость и значение покровительственной, ппедупреждающей или миметической

окраски у насекомых и других животных в качестве средства защиты от нападения птиц становятся несомненными. Эти факты показывают важное значение иллюзорных форм, создаваемых расчленяющим рисунком на телах криптических животных; эти данные, в сочетании со сведениями о том, что птицы, приматы и многие другие хищники способны различать также и цвета, дополнительно освеща'ют значение приспособительной окраски как средства защиты от этих зорких врагов.

VIII. ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА НЕ МОЖЕТ БЫТЬ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЙ,ИБО МНОГИЕ ЖИВОТНЫЕ НЕ ОБЛАДАЮТ ЦВЕТНЫМ ЗРЕНИЕМ

Зрительные способности животных, и в особенности способность различения цветов,— важный фактор, несомненно, подлежащий учету при любой оценке приспособительной внешности. По этому вопросу теперь имеется обширная литература, и здесь следует коснуться лишь некоторых существенных вопросов, которые мы будем иллюстрировать главным образом примерами ич класса рыб, хотя, конечно, они приложимы ко многим другим животным, как к потенциальным хищникам, так и к жертвам. Исследования цветного зрения у рыб были проделаны Ба\эром [271, Бере [40], Буллом [68], Фришем [186, 187, 189], Гессом [250], Хайнлин [259], Мастом [398], Р'ейгардом [538], Уошберпом и Бентли [650], Уайт [665] и многими другими. Сравнительный обзор сведений по этому вопросу читатель найдет в ценной сводке Уорнера [649], а библиографию" экспериментальных работ — у Ресселя и Булла [549].

Цветное зрение **рыб.** Фактический материал, относящийся к сложной проблеме цветного зрения, получен разными путями, а именно: 1) опытами изучения избирательной способности, основанными на том, что рыбы положительно или отрицательно реагируют на свет; 2) опытами дрессировки, в основе которых лежит образование ассоциаций между определенными цветами и пищей или электрическим раздражением; 3) опытами по изменению окраски, связанными со способностью рыб менять окраску соответственно окраске их непосредственного окружения; 4) путем изучения гистологии и физиологии глаза; 5) экологическими исследованиями, в особенности по взаимоотношениям животных в природе.

Одна из главных экспериментальных трудностей заключается г. доказательстве различения *цветов* в отличие от различения *яркости.* Интенсивность излучения не следует путать с длиной волны. Один и тот же цвет может иметь весьма различную яркость; и наоборот, разные цвета могут иметь одинаковую яркость; кроме того, относительные яркости различных цветов не обязательно одинаковы

для человека и разных животных. Такие опыты поэтому треб\юг тщательной и внимательной регулировки фактора яркости, иначе реакция на различия в яркости б\дет истолкована как реакция на различия длины волны.

Один из способов учета роли фактора яркости заключается в следующем: после образования пищевой или шоковой ассоциации со светом определенной длины волны производится проверка, сохраняется ли способность отличать данный цвет от других даже тогда, когда яркость данного цвета меняется в широких пределах. Например, Уошберн и Бентли [650] при}чали рыбу *Semotilus atromaculatus* брать пищу из красных, ноне из зеленых щипцов, причем те и другие предлагались одновременно. Когда эта связь была установлена, красные щипцы, которые человеческому глазу представлялись более темными, чем зеленые, были заменены другими красными, казавшимися светлее, что не нарушило ассоциации. Но Гесс [250] отвергает эт> работу, а также работу Рейгарда [538] и других, считая их дефектом недостаточный \чет интенсивности. Далее, Фриш [187] обнаружил, что когда гольяна *(Phoxinus laevis)* приучили брать окрашенное в желтый цвет мясо, он стал хватать окрашенные в желтый цвет приманки, даже если им предшествовали длинные серии серых. В последующих опытах *Phoxinus,* приученный брать пищу из стеклянной трубки, оклеенной цветной бумагой, плыл прямо к цветной трубке (даже если она вовсе не содержала пищи и независимо от ее положения), минуя целый ряд таких же трубок других цветов — от белого, через различные оттенки серого до черного, — но никогда не путал какой-либо оттенок серого с цветом, к которому он был приучен.

Булл [68] недавно дал убедительное доказательство различения рыбами цвета. Он проделал серию тщательных опытов над морской собачкой *Blenniuspholis.* Давая зрительное раздражение определенной длины волны и интенсивности, за которым следовал легкий удар тока, Булл выработал у этих рыб условные двигательные рефлексы. После образования связи между светом определенной длины волны и ударом тока двигательная реакция вызывалась световым сигналом, уже не сопровождавшимся ударом тока. Способность различения была затем испытана путем изучения реакции рыбы на свет различных цветов.Булл исключил фактор интенсивности,, показав, что однажды установленная ассоциация сохранялась при сильно менявшихся интенсивностях источника света. Поведение разных особей, тренированных на свет разной длины волны, заставляет полагать, что «*Blennius pholis* имеет определенный и широкий диапазон цветного зрения в том смысле, в каком это-понимается нами».

Цветное зрение в других группах. Большая часть наших знаний о цветном зрении рыб. птиц, млекопитающих и насекомых

получена в опытах дрессировки. Исследованиями Портера [485], Гесса [249], Иеркса и Эйзеыберга [6801, Ган [2251, Гамильтона и Колемана [226] и других было установлено, что дневные птицы обладают способностью различать свет разной длины волны. Гамильтон и Колеман обнаружили, что, например, глаз голубей лишь несколько менее чувствителен *н* различиям в длине волны, ЧРМ глаз человека.

Однако, помимо прямых данных опыта, следует вспомнить, что дневные птицы, подобно человеку, так часто сталкиваются в повседневной жизни с ярко окрашенными предметами— другими птицами, пищей, окружающей средой, что уже это одно позволяет считать их зрение не монохроматичным, а цветным. Этот вывод определенно подтверждается их яркими окрасками, выставляемыми напоказ, часто столь сложными и бросающимися в глаза, особенно у самцов, ухаживающих за самками. Ярко окрашены также плоды, поедаемые птицами, цветы, посещаемые ими, и апосематические насекомые, которых они избегают.

Новые исследования зрения насекомых утверждают, что и они обладают цветным зрением, как показывает Иммс в своей сводке по этому вопросу [281]. Однако насекомые, как правило, реагируют не на тот же спектр цветов, что люди. Более того, видимый спектр неодинаков для разных отрядов насекомых и даже не всегда одинаков для различных представителей одного *и* того же отряда. Так, Ильзе недавно показал, что хорошо развитое цветное зрение у дневного павлиньего глаза *(Vanessa io)* сходно с цветным зрением пчелы, не различающей алый цвет от черного, но отличается от цветного зрения капустницы, способной отли чить красные тона от любого оттенка серого, от белого до черного.

Важность распознавания тонов, в противоположность распознаванию цветов, в связи с кржатичеекой окраской. Из вышесказанного ясна несостоятельность попытки опровергнуть приспособительное то хкование покровительственных, предупреждающих и миметических окрасок на том основании, что животным свойственна цветная слепота. Но существует и другой ответ на подобное возражение. Хотя различные представители таких важных групп, как млекопитающие, птицы, рыбы и насекомые, и обладают цветным: зрением, известны и такие животные, у которых эта способность отсутствует, а v многих других животных наличие ее не вполне установлено. Здесь имеется широкое поле для исследований, как физиологических, так и зоопсихологиче- •ских Но в качестве довода против теории покровительственной окраски цветная слепота некоторых животных не имеет большого веса. Всем:, изучавшим способы, посредством которых в природе достигается маскировка, — способы, которые я пытался объяснить и показать выше, — должно быть совершенно ясно, что

действие, оказываемое на гшз, зависит не только и не столько от совпадения окраски, но iлавным образом от изменения тона, что видно, например, в скрадывашш рельефа противотенью, в общем соответствии тона животного его естественному окр)-лкенпю, в наложении мнимой светотени в виде постепенных переходов, резких расчленяющих цветовых контрастов или совпадающих рисз'нков. Все оптическое действие этих и многих других сходных черт, которые развились в различнейших группах животных п в разнообразных ус ювиях среды, зависит вовсе не от различения цвета, а от различения юнов, как может показэ-ть любая хорошая монохроматическая фотография критического животного в его естественные условиях. Системы приспособительной окраски такого типа дают поэтому укрытие от паз, как различающих цвета, так и не различающих их.

Существуют и иные возражения, к которым едва ли следует относиться серьезно. Курьезный вариант вышеизложенного возражения был выдвинут Дьюаром и Финном [140] в связи с принципом противотени. Согласно этим авторам, гипотеза Тайера покоится на допущении, чго животные видят глазами художника. Тапер правильно подчеркнул, что художественное чувство необходимо для понимания принципов, от которых зависит маскировка, но вовсе не надо обладать глазом художника, чтобы быть)бманугым применением этих принципов. С таким же основанием можно заявить, что ^ля переваривания обеда надо быть физиологом. Противотень, подобно гармонии цветов, расчленяющему рисунку и бесчие генным комбинациям цвета, тона, рисунка и инстинкта, делающим животное незаметным, зависит в своем действии не от понимания законов оптики, но от определенной конфигурации цветных и темных пятен, представляемых сетчатке паза и фиксируемых ею.

1\. ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА НЕ МОЖЕТ ЗАЩИТИТЬ ОТ ЖИВОТНЫХ, ОХОТЯЩИХСЯ С ПОМОЩЬЮ ОБОНЯНИЯ, А ТАКЖЕ ОТ НОЧНЫХ ХИЩНИКОВ

Силус [562] в числе прочих возражений против защитного значения покровительственной окраски выдвинул и довод, что многие хищники охотятся с помощью обоняния и по ночам, когда их травоядные жертвы кормятся или идут на водопой. Эта последняя точка зрения была подчеркнута также Бекстоном [76]. Я не считаю эти возражения сколько-нибудь серьезными. Если некоторые хищники в бо 1ьней или меньшей степени пользуются обонянием, JTO не снижает значения зрения для охоты. Какие шансы поймать добычу имели бы слепой лев, геопард или фенек?

Ночной образ жизни и заметность. Среди обитателей пустынь имеется бо гьшая гр\шта животных, в гом числе птицы, м iei о

питающие и пресмыкающиеся, ведущих ночной образ жизни. Среди них есть хищные формы, например кошки, шакалы, лисипк **и** совы, а также тушканчики, песчанки и другие грызуны, составляющие пищу этих хищников. Эти грызуны живут в норах и поэтому подвергаются опасности, лишь когда выходят наружу после наступления темноты. Отсюда делается вывод, что полезность их светлой окраски сомнительна, поскольку, как говорит Бекстон, «даже при лунном свете окраска едва ли заметна, а различия в тонах окраски исчезают» [76]. Я не могу с этим согласиться. Вопрос о *цвете,* видимом при лунном свете, вряд ли вообще возникает, поскольку главным образом *тон* обусловливает скрытность при таких условиях. Утверждения Бекстона касательно заметности переходов окрасок и теней совершенно неприемлемы. Говоря о локальных расах оленьей мыши *(Peromyscus),* Сэынер [595] приводит то же возражение против полезности поьровительственной окраски, которая, по его мнению, сомнительна для животных, ведущих почти исключительно ночной образ жизни.

Темнота в пустыне это нечто совсем иное, чем темнота в лесу или под пасмурным небом умеренных областей. Каждый, кто был в пустыне, знает, как ясен свет звезд, делающий близкие предметы видимыми даже для человеческого глаза, тогда как в лунные ночи все залито волнами серебристого света.

В бразильских «кампо», в пустыне Kappj и на восточных Канарских о-вах (а несомненно, и в пустыне, о которой писал Бекстон) при лунном свете можно читать мелкий шрифт. В таких местах редко бывает по-настоящему темно.

Зрение хищников, ведущих ночной образ жизнн. Кроме того» важно напомнить, что глаза ночных животных специально приспособлены для сумеречных условий. Эта специализация достигла высокого развития у кошек среди млекопитающих и у сов среди птиц. У представителей этих групп глаза оптически приспособлены для этой цели: хрусталик и радужная оболочка способны хорошо действовать при относительно очень широком зрачке. Это приспособление аналогично устройству специальных светосильных фотообъективов, предназначенных для мгновенного ночного или театрального фотографирования; оно позволяет максимальному количеству света достичь сетчатки или фотопластинки. Глаза этих животных приспособлены также анатомически, причем оси направлены скорее вперед (как у человека), чем в стороны, как у большинства животных, Керр [306] указывал, что это увеличивает эффективность зрения при слабом свете, ибо два изображения, наложенные друг на друга, дают единое, более сильное впечатление. Наконец, к ночному зрению они приспособлены и физиологически благодаря сильному развитию палочек сетчатки, специализованных к сумеречному зрению.

Способность сов различать малозаметные предметы в самые темные ночи отмечается Шелфордом [572], который писал о своей борнеоской сове *(Photodilus badius):* «В это время я держал у себя также молод} ю длиннохвостую циветту. Если я нес в руках это животное на конец веранды моего дома, где жила сова, то, как бы ни была темна ночь, задолго до того, как я сам ыог увидеть птицу, слышался громкий трескучий крик и мощные взмахи крыльев, говорящие об энергичных попытках освободиться. Если же я подходил в одиночестве, то сова, будучи вполне ручной, не проявляла никаких признаков страха. Я уверен, что сова действительно видела циветту в темноте, а не только узнавала своего врага по запаху, потому что, если я приходил к сове, предварительно повозившись с циветтой, птица оставалась совершенно спокойной, хотя мои руки и одежда сохраняли запах млекопитающего.

Таким образом, становится ясной полная необоснованность мнения, что ночные пустынные животные могут полагаться на покров ночи для защиты от специализованного зрительного вооружения своих врагов. Наоборот, покровительственная окраска, повидимому, применяется в качестве средства защиты и нападения ночью, так же как и днем.

X. «ЗАЩИЩЕННЫЕ» ЖИВОТНЫЕ ВСЕ ЖЕ ПОДВЕРГАЮТСЯ НАПАДЕНИЯМ ХИЩНИКОВ

Другой довод, часто приводимый в опровержение биологической полезности покровительственного сходства, заключается в том, что казалось бы хорошо «защищенные» формы поедаются в природе в больших количествах. Так, Бекуэрт в своих исследованиях хищных врагов муравьев [48, 49] показал, что эти насекомые, считавшиеся многими авторами особенно хорошо защищенными и свободными от нападений, на самом деле поедаются значительны?.! числом хищников. Бекуэрт, повидимому, считает это аргументом против предполагаемой ценности мимикрии, подражающей муравьям. Но если агрессивные инстинкты, ук^сы и неприятный вкус муравьев не защищают их от постоянных оп)стошений, производимых такими специализованными хищниками, как различные лягушки и жабы, дятлы и муравьиные птицы, ящеры (панголины) и муравьеды, и от случайных нападений многих других животных, то из этого не следует, что муравьи плохо защищены своими неприятными качествами от большого числа потенциальных врагов. Защитные приспособления защищают животное не от всех врагов, а только от некоторых. Достигаемое преимущество заключается не в иммунитете, а в частичном освобождении оі нападений.

В процессе создания оборонительных и наступательных приспособлений у потенциальных врагов и возможной добычи развились

и усовершенствовались бесчисленные средства, с одной стороны, облегчающие поимку, а с другой — затрудняющие ее. У гусениц, например, развились самые разнообразные средства защиты. Так, некоторые замаскированы окраской, но они отыскиваются и уничтожаются легионом остроглазых птиц. Другие защищены вооружением из раздражающих волосков или страшных игл, но они подвергаются нападениям специализованных врагов, например кукушки. Третьи обладают предупреждающими окрасками и чрезвычайно неприятны на вкус для большинства врагов, но для некоторых врагов они менее неприятны, чем для других. Все лтп средства далеко не совершенны, но они действенны в том смысле, что гусеницы становятся менее заметными, труднее перевариваемыми, менее приемлемыми в качестве пищи, вследствие чего в каждом случае нападение ограничено определенными типами хищников, тогда как без этих защитных приспособлений гибель была бы всеобщей.

Главный представитель критики этого рода —• МакАти. В своей раб >те [377] он энергично выступает против общепринятой точки зрения, утверждающей, что различные защитные адаптации действительно имеют значение для выживания.

Пытаясь доказать, что защитные приспособления животных бесполезны против хищных птиц, МакАти основывает свои заключения па принципе «пропорционального хищничества». «В сущности,— пишет он,— птицы преследуют всех доступных им животных, размеры которых не выходят за известные пределы, причем если изучать этих животных группу за группой, то можно заметить, что *число поимок пропорционально встречаемости данного видгл* (Курсив мой.— X. Б. Котт). Это утверждение в корне ошибочно.

Прежде всего, говоря о «числе поимок», МакАти в действительности имеет в виду число желудков, в которых были найдены съеденные животные. При этом МакАти обходит основные цифры, необходимые при учете эффективности покровительственной окраски, а именно цифры, которые демонстрируют относительную численность пойманных жертв, а вовсе не число желудков, в которых жертва была обнаружена; в то же время он применяет такей меюд составления таблиц, который сам но себе может создать совершенно ложное представление об относительном числе действительно съеденных жертв различного рода. Согласно его методу обработки, шотландская куропатка, нечаянно проглотившая муравья, наполняя желудок побегами вереска, будет считаться в одинаковой мере пожирателем муравьев и вегетарианцем, а птица, с желудком, набитым массой насекомых одного вида, состоящей, быть может, из сотен особей, б^дет отмечена точно так же, как птица, съевшая только один экземпляр такого насекомого.

Кроме того, примененный МакАти метод определения «обилия животных», служащих объектом преследования, тоже сомнителен. Он основывается на допущении, что относительное число видов, принадлежащих к определенной группе, обязательно является хорошим показателем абсолютной частоты особей в природе.

Следующая предпосылка МакАти состоит в том, что птицы едят без разбора. «Обилие, несомненно, является основным фактором, определяющим выбор пищи, и поэтому хищничество пропорционально численности популяции. Уже один этот принцип, приложенный к хищнической деятельности птиц, приводит к выводу о большой их неразборчивости при нападениях на все группы животного царства». Это ложное заключение опять-таки вызвано неверным методом изложения. Доводы МакАти, направленные на доказательство отсутствия разборчивости, выявляют его почти полпое невнимание к наиболее существенным и убедительным данным, а именно к анализу пищи, поедаемой *особями* и *видами.* Он просто сваливает в кучу все данные так, что содержимое желудков почти 80 тыс. особей, принадлежащих более чем к 500 видам птиц, рассеянных по Неарктике и взятых из различнейших зон обитания, приводятся в его статистике как пища одного коллективного «хищника». Эта обобщенная, обезличенная трактовка данных по всей фауне птиц показывает (как и следовало ожидать), что некоторые виды каждой большой группы животных являются жертвами птиц, как класса, и что обычно наиболее многочисленная жертва имеет и наибольшее число врагов. Но это уже знакомый и неизбежный результат отнюдь не *неразборчивости данного вида,* а *адаптивной радиации* в пределах целой группы. Почти каждая достаточно обширная и хорошо диференцированная группа животных дала бы сходные результаты, что можно видеть, например, по пищевым инстинктам сумчатых или плацентарных млекопитающих, рыб или ящерип, ракообразных или насекомых.

Лучший способ выяснить, выбирают ли разные животные свою пищу, это сравнить инстинкты питания хищных форм, живущих в сходных условиях среды, где одна и та же пища доступна разным видам. Если хищные животные неразборчивы в питании и если «наличие пищи» такой мощный фактор, как это утверждает МакАти, то следует ожидать, что «в пределах, обусловленных... строением тела и относительными размерами хищника и жертвы», различные птицы и другие животные, питающиеся в одних и тех же условиях, будут иметь и сходную пищу. Но если проделать такое сравнение, то наблюдаются резкие различия в питании разных видов, а избирательное поедание, столь решительно отрицаемое МакАти, оказывается скорее правилом, чем исключением. Доказательства этого будут приведены позднее,

когда будет рассматриваться теория предупреждающей окраски (см. гл. 19).

Мы должны перейти теперь к рассмотрению основных возражений МакАти против теории отбора. Повторно подчеркнув, что «ведущий критерий при выборе пищи есть ее доступность», он высказывает свое третье положение. «Иными словами, животные используют по существу любую пищу приблизительно в соответствии с ее численностью. Это значит, что *хищник действует в общем так, как если бы покровительственных приспособлений не существовало. Иными словами, явления, названные теоретиками покровительственными приспособлениями, малоэффективны или вовсе неэффективны»*. (Курсив мой.— Х. Б. Котт.) Но тем самым МакАти сбрасывает со счетов как относительно неэффективные такие свойства жертвы, как жала, шипы, зловонные и ядовитые выделения, броню, инстинкты закапывания, покровительственную окраску, предупреждающую окраску, мимикрию, быстроту движения и любые другие защитные приспособления какого бы то ни было типа.

Ошибочность основного возражения МакАти достаточно ясна. Сторонники теории покровительственной окраски не утверждают, что критические, апосематические или миметические виды не подвергаются нападениям. Они утверждают лишь, что некоторые особи этих видов подвергаются нападениям или подвергались им в прошлом реже чем другие. Поедаются ли такие животные пропорционально их обилию в природе или нет, все еще остается открытым вопросом. Но в действительности нужно лишь установить, останется ли пропорция, какова бы она ни была, неизменной и при отсутствии так называемой покровительственной окраски.

Если, говоря в общем, гибель от хищников пропорциональна численности жертв, то это лишь показывает, что в природе существует известное равновесие между различными типами жертв и что разные типы защитных приспособлений примерно одинаково охраняют их обладателей. Но это вовсе не значит, что такие приспособления бесполезны.

XI. ТЕОРИИ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЙ ОКРАСКИ ИСХОДЯТ ИЗ АНТРОПОМОРФИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ

Наконец, возражения, выдвинутые Верном [640], Кэно [126], Уваровым [637] и др., пытаются дискредитировать теории покровительственной окраски в качестве «телеологических», «антропоморфических» или «финалистических». Эти возражения по существу представляют собой лишь новую версию старинного воззрения, считавшего теории лишь грезами «милейших кабинетных теоретиков». К несчастью таких критиков, явления

приспособительной окраски свойственны живым организмам, живущим в природных условиях, где только и можно наблюдать их внешний облик в надлежащей обстановке. Поэтому наиболее компетентны в этом вопросе исследователи, наблюдающие жизнь дикой природы, тогда как лабораторными работниками являются именно скептики, пользующиеся перечисленными аргументами. За немногими исключениями, наиболее догматичные критики как раз сами относятся (пользуясь старой терминологией) к «кабинетным натуралистам» или «лабораторным теоретикам», к музейным и лабораторным специалистам, плохо знающим живую природу и поэтому чрезвычайно слабо вооруженным для того, чтобы критиковать теории, объясняющие факты, лишь очень слабо им известные. С другой стороны, примечательно, что виднейшие сторонники теории покровительственной окраски, предостерегающей окраски и мимикрии были, почти без исключения, натуралистами в подлинном смысле этого слова, с широким и глубоким знанием жизни животных в природе, особенно в тропических странах. Достаточно напомнить лишь имена первых натуралистов и исследователей: Дарвина и Уоллеса, Бэтса и Фрица Мюллера, а также таких высококвалифицированных наблюдателей живой природы, как Алькок, Бельт, Карпентер, Керр, Хингстон, Гудсон, Мосс, Мортенсен, Паультон, Шелфорд, Суиннертон и др., кого обширный опыт полевых исследований убедил в приспособительном значении этих явлений. Приведем лишь одно мнение. Вот что говорит Керр: «Многие нападки на дарвинизм вышли из лабораторий и кабинетов и по этой причине заслуживают гораздо меньшего внимания, чем то, которого они удостоились. Я по собственному опыту убедился, что эта критика была мне страшна только до тех пор, пока я своими глазами не увидел интенсивности борьбы за существование в тропиках. Я думаю, что, здраво рассуждая, внимание, уделяемое возражениям, преуменьшающим интенсивность борьбы за существование, следует соразмерять с объемом полевого опыта ученого, выступающего с этими возражениями» [307].

Однако у этих возражений есть и другая сторона, которую не следует игнорировать. Теория покровительственной окраски была несколько скомпрометирована энтузиазмом некоторых ее последователей, вышедших за пределы фактов; они-то и вызвали бурную критику, иногда направленную не по адресу, против самой теории, а не против ложных приложений теории со стороны ее чересчур старательных адептов. Так, Тайер [619] доводит теорию до фантастической крайности, пытаясь объяснить ею почти все типы окрасок в животном царстве. Он говорит: «Все рисунки и окраски всех животных, как хищников, так и их жертв, при известных нормальных условиях являются покровительственными». К несчастью, некоторые объяснения и примеры Тайера

искажают действительность и вводят в забл}ждение, ибо они выведены из наблюдений, произведенных при ненормальных условиях. Так, например, пытаясь доказать, что некоторые окраски имеют скрадывающее значение на фоне неба, он дает цветнон рисунок попугая в лесу, где окраска шеи птицы сливается с ro.ij-бым небом, клбчок которого виден сквозь листву. Далее Тайер дает цветной рисунок красных фламинго на фоне красного закатного неба. Третий рисунок изображает колпицу *Afafa afaja,* розовое оперение которой совпадает с розовым облаком. В этой же работе белое оперение белого фламинго, белые спинные полосы скунса и белые пятна на туловище вилорога объяснены сходством с цветом неба. И в то же время маскировочная флньция приписана окраскам столь разных животных, как ворбны, кулик-сорока, скунс и бабочки-геликониды.

В действительности же, как заметил Рузвельт [546], критикуя работы Тайера, «при подборе подходящего фона любая мыслимая окраска окажется незаметной, как на животном, так и вне его... Окраска черного ворона безусловно покровительственна, если его поместить в угольную шахту; а если стены шахты вымазать мелом, то покровительственной окажется окраска сороки»*.

Я хочу снова подчеркнуть, что приспособительную окраску, во всех ее изменчивых аспектах маскировки и демонстрации, обмана и обнаружения, мимикрии и украшения и во всех ее изменчивых отношениях к возможным врагам и жертвам, товарищам и соперникам, следует рассматривать как одну из многочисленных категорий приспособлений, которые возникают в связи с условиями жизни животных и зависят от них. В связи с этим приспособительная окраска встает в один ряд с другилга бесчисленными адаптивными признаками инстинкта и строения, в том числе со способностями к движению и восприятию, с обладанием оружием, броней, ядом и множеством других свойств, в биологическом значении которых в борьбе за существование не приходится сомневаться. Насколько неосновательны крайние взгляды, вроде высказанных Тайером, можно понять, применив их к другим адаптивным свойствам. С таким же успехом можно объявить, что быстрота универсально полезна почти всем животным, включая, скажем, антилоп и муравьедов, тунцов и оболочников, зебр и улиток. Если правильно утверждение Тайера, что и вороны, и коралловые зыеи, и бабочки геликониды окрашены покровительственно, то с таким же успехом можно заявить, что улитка быстра, а дождевые черви одеты в броню.

Таким образом, возражения, рассмотренные в этом разделе, правильны постольку, поскольку они направлены против некоторых заключений Тайера и других натяжек, приписывающих разным системам окраски такое значение, какого они на самом деле не имеют. Но если теория неправильно использовалась в ^т-

дельных случаях отдельными авторами, не логично использовать это как довод против самой теории.

Теория покровительственной окраски объясняет покровительственную окраску с точки зрения заметности для потенциальных врагов и жертв. Если считать антропоморфизмом воззрение, что такая окраска затрудняет обнаружение и поэтому полезна в борьбе за существование, то след\ет считать антропоморфизмом и представление, что обладание глазами облегчает опознавание и поэтому способствует спасению от врага или поимке жертвы.

Глава 10

ДЕЙСТВЕННОСТЬ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОЙ ОКРАСКИ

Проблема маскировки с помощью формы, окраски и инсишктов привлекла большое внимание; вокруг этого вопроса выросла очень большая и объемистая литература, чего он вполне заслуживает, представляя необычайный интерес и касаясь некоторых из наиболее замечательных явлений во всей биологии. Большая часть этой литературы имеет преимущественно описательный характер, и, к несчастью, значительная часть ее спекулятивна. Рассматривая большие запасы фактов и доказательств, накопленных работами многочисленных исследователей за последние 60 лет, с удивлением обнаруживаешь, что относительно мало наблюдений и опытов было предпринято специально для проверки теории покровительственной окраски, то есть для разрешения вопроса, эффективна ли покровительственная окраска на практике, действительно ли она помогает животным избежать обнаружения?

Нам нужно поэтому свести здесь данные наблюдений и опытов, относящихся непосредственно к этому вопросу. Ввиду горячих споров, идущих вокруг теории, большое значение имеет получение новых данных и сведений касательно функции и действенности покровительственного сходства в природе, особенно относящихся к поведению диких животных на воле. Работа в этом направлении открывает широкие и многообещающие пути для будущих исследований.

ДАННЫЕ ОПЫТОВ НАД ЖИВОТНЫМИ В НЕВОЛЕ

Птицы и критические жертвы. Юнг [681] подверг теорию покровительственной окраски проверке в обширной серии опытов, где воронам, сарычам, совам, ласточкам и другим птицам предлагался богатый выбор жертв на различных фонах, контрастировавших в разной степени с окраской жертвы. Некоторые из его опытов дали очень убедительные результаты, например опыт, в котором американская ушастая сова *(Asia wilsonianus)* избирала домовую мышь на более контрастном фоне одиннадцать раз из двенадцати; и другая серия из одиннадцати опытов над черным трлпиалом *(Quiscalus quismla anaeus)* и тиранном *{Tyranrmstyrannuŝ),* в которой покровительственнаа окраска оказалась действенной в 100% случаев. Другие опыты были менее убедительны вследствие включения фактора случайности, связанного со склон-

ностью птиц избирать ближайшую к ним жертву (хотя в *каждой* серии опытов была отмечена повышенная гибель заметных особей по сравнению с незаметными). Но этот факт, может быть, еще ярче продемонстрировал защитное значение гармонии красок для подопытных животных. Из общего числа 48 опытов, в которые включался фактор близости, в 18 случаях птицы были настолько обмануты, что пролетали мимо незаметной особи к более заметной и только в 5 случаях пролетали мимо более заметной особи к менее заметной. Из этих ценных данных Юнг сделал вывод, что в случае неподвижности животных покровительственная окраска оказывает защитное действие. Он подчеркнул также значение неподвижности, считая ее, быть может, более важной для защиты животных от их врагов, чем окраску.

Ящерицы и гусеницы. Большое значение неподвижности было также показано Паультоном [496] и Карриком [88]. В 1890 г. Паультон доказал, что до тех пор, *пока хорошо замаскированное насекомое остается неподвижным,* враги часто не могут его обнаружить. Так, оказалось, что. зеленая ящерица *(Lacerta viridis)* обычно не могла обнаружить палочкообразную гусеницу в положении покоя, хотя эта гусеница схватывалась и жадно поедалась при малейшем движении. Удивительное сходство с лишайником гусениц *Cleora lichenaria,* питающихся лишайником, не раз обманывало одну из этих ящериц, даже после того как гусеница делала несколько движений. «Когда гусеница замирала, ящерица казалась удивленной и как будто не могла понять; что этот кусочек лишайника пригоден для еды. Спустя несколько мгновений, однако, ящерица поняла в чем дело и с величайшим аппетитом съела гусеницу».

Приспособительная смена окраски рыб как средство защиты от хищников. Убедительные результаты в этой области были получены Сэмнером, тщательные, хотя замечательно простые опыты которого [599, 600, 601] дали очень важные цифровые данные. Чтобы испытать защитное значение приспособительной смены окраски рыб, он использовал в качестве жертвы маленький, питающийся личинками комаров вид рыб — гамбузию *(Gambusia patruelis).* Как и многие другие рыбы, эта рыбка способна в очень сильной степени менять свою окраску в соответствии с окраской среды: при переносе со светлого фона на темный или с темного на светлый она проделывает как быстрые изменения окраски (благодаря временному перемещению пигмента в хроматофорах), так и более медленные (в результате постепенной утери или развития пигмента или целых хроматофоров).

Рыбки подготавливались для опыта предварительным помещением на семь или восемь недель в сосуды, выкрашенные изнутри

в черный или белый цвет. К концу этого периода рыбкп в черном сосуде стали почти совершенно черными на спине и бонах, а рыбки в белом сосуде приняли светлокоричпевую или светлосерую окраску. В опытах равные количества «черных» и «белых» рыбок помещались в большие водоемы, окрашенные в черный или светло-серый цвет. Там их подвергли нападению различных позвоночных хищников. В первой серии опытов таким хищником был галапагосский пингвин *(Spheniscus mendiculus).*

1) Во время опытов в светлосером водоеме в качестве пищи было предложено 576 рыб (поровну «белых» и «черных»). Из 270 съеденных 165 (61%) были «черными», 103 (38%) —«белыми» и цвет 2 съеденных рыбок (1%) опознать не удалось.

2) В черном водоеме в качестве пищи было предложено 470 рыбок (поровну «белых» и «черных»). Из 274 съеденных рыб 201 (73%) были «белыми» и 73 (27%) —«черными».

3) Если объединить обе серии опытов, то из 542 съеденных рыбок, окраска которых была установлена, 176 (32%) были приспособлены по окраске, а 366 (68%) —• неприспособлены.

Если свести данные Сэмнера так, чтобы противопоставить число жертв среди «приспособленных» и «неприспособленных» рыб в светлосером' и черном водоемах, то получается следующая таблица:

Таблица 2

Избирательное истребление рыбок *Gambusia* пингвином

Окраска	Погибло		Выжило		Всего особей
	особей	%	особей	%	
Приспособленные «белые» в светлом водоеме	103	36	183	64	286
Приспособленные «черные» в черном водоеме	73	31	162	69	235
Всего	176	34	345	66	521
Неприспособленные «черные» в светлом водоеме	165	58	121	42	286
Неприспособленные «белые» в черном водоеме	201	86	34	14	235
Всего	366	70	155	30	521

В дальнейших опытах [600] гамбузии, перед тем как нх предлагали пингвинам, выдерживались в опытных водоемах в течение 20—27 час, что значительно уменьшало различие в окраске обеих групп рыб. Но отбор, тем не менее, шел почти столь же интенсивно, как и в первом случае: на 680 рыб («белых» и «черных» было поровну) пришлось 236 жертв (считая я съеденных и пораненных); среди них было 91 (39%) приспособленных и 145 (61%) неприспособленных.

Сэмнер проделал вторую серию опытов [601], используя в качестве хищника ночную цаплю. В отличие от пингвина, преследующего жертву под водой, эта птица стоит в мелкой воде, поджидая рыб, подплывающих к ней поближе. Интересно отметить, что, несмотря на разницу в способе питания, результаты опять решительно подтверждают наличие отбора, направленного против более заметных рыб.

1) В светлосером водоеме в качестве пищи предлагалось 400 рыбок *Gambusia patruelis* (поровну «белых» и «черных»). Из 108 жертв (считая и съеденных и пораненных) «черных» было 67 (62%), а «белых»—41 (38%).

2) В черном водоеме цапле было предложено 600 рыбок (поровну -«белых» и «черных»). Из 255 жертв «белых» было 156 (61%), а «черных» — 99 (39%).

3) Если объединить опыты, то из 363 жертв 140 (39%) — приспособленных ио окраске, 223 (61%) —неприспособленных (см. табл. 3).

Третья серия опытов [601] проводилась сходным методом для испытания защиты, создаваемой относительной изменчивостью «краски по отношению к более крупным хищным рыбам, в природных условиях являющимся, вероятно, самыми серьезными врагами мелких рыбок. В качестве хищника была избрана рыба *Apomotis cyanellus;* жертвой была опять-таки *Gambusia patruelis.*

Опыты, в которых «белые» и «черные» особи переносились прямо из своей обычной среды в экспериментальные водоемы, дали следующие результаты:

1) В светлосером водоеме было предложено в качестве пищи 430 рыбок (опять-таки поровну «белых» и «черных»). Из 208 •съеденных «черных» было 137 (66%), а «белых» — 71 (34%).

2) В черном водоеме было предложено 200 рыбок (поровну •«черных» и «белых»). Из 37 съеденных рыбок 23 (78%) было «белых» и 8 (22%) —«черных».

3) Если объединить опыты, то из 245 съеденных рыбок 79 (32%) были приспособленными по окраске, а 166 (68%) — неприспособленными (см. табл. 4).

Здесь следует указать, что наблюдения в ходе вышеизложенных опытов (помимо дальнейших опытов, проведенных специально для изучения относительной активности «черных» и «белых»

Таблица 3

Избирательное истребление рыбок *Gambusia* ночной цаплей

Окраска	Погибло		Выжило		Всего особей
	особей	%	особей	%	
Приспособленные «белые» в светлом водоеме	41	20,5	159	79,5	200
Приспособленные «черные» в черном водоеме	99	33	201	67	300
Всего	140	28	360	72	500
Неприспособленные «черные» в светлом водоеме	67	33,5	133	66,5	200
Неприспособленные «белые» в черном водоеме	156	52	144	48	300
Всего	223	45	277	55	500

в качестве фактора, могущего повлиять на отбор) прилели Сэмнера к заключению, что в обоих водоемах разница в смертности не была обусловлена различиями в способности жертв бежать ог своих врагов.

Объединяя все три серии опытов, мы находим, что тл 2672 особей, предложенных в качестве добычи, погибло 1150, в том числе 395 (34 %) менее заметных рыбок и 755 (66%) более заметных.

Результаты эти окажутся еще более важными, если учесть. что опыты осуществлялись в небольших резервуарах и при полном отсутствии убежищ или возможностей бегства, а это, как указывает Сэмнер, несомненно, вело к снижению избирательности захвата добычи, по сравнению с той избирательностью,, какая имела бы место в природе. Это делает еще более явным, интенсивный отбор более заметных рыб. Нужно также помнить, что в результате избирательного поедания в экспериментальном водоеме рыбки, приспособленные по окраске, почти с самого начала опытов численно превосходили своих менее счастливых собратьев. Этот факт придает результатам еще большее значение,

Рассматриваются ли опыты порознь или вместе, они убедительно доказывают, что приспособления окраски у гаиб}зии жизненно важны в качестве средства защиты от хищных птиц и рыб. Эти опыты ясно показывают биологическое значение покровительственной окраски в качестве средства спасения от врагов, охотящихся с помощью зрения.

Таблица 4

Избирательное истребление рыбок *Gambusia* хищной рыбой *Apomotis*

Окраска	Погибло		Выжило		Всего особей
	особей	%	особей	%	
Приспособленные «белые» в светлом водоеме	71	33	144	67	215
Приспособленные «черные» в черном водоеме	8	8	92	92	100
Всего	79	25	236	75	315
Неприспособленные «черные» в светлом водоеме	137	64	78	36	215
Неприспособленные «белые» в черном водоеме	29	29	71	71	100
Всего	166	53	149	47	315

ДАННЫЕ ОПЫТОВ С ХИЩНИКАМИ В УСЛОВИЯХ, БЛИЗКИХ К ПРИРОДНЫМ

Птицы и куколки бабочек. Роль зрения хищника при отыскивании жертвы и опасность заметности для этой последней были ясно показаны Паультоном и Сандерс [526], которые в 1898 г. провели опыты с куколками крапивницы *Vanessa urticne.* Эти опыты ставились для выяснения вопроса, имеет ли место естественный отбор на стадии куколки, и если он происходит, то является ли маскировка фактором выживаемости. Более 600 куколок было л креплено на разных фонах, обеспечивающих им различную степень заметности (на станциях в Швейцарии, Оксфорде и на острове Уайт). Относительная иммунность швейцарских куколок была отнесена за счет малого числа мелких птиц; из куколок в Оке-

форде было истреблено 55, и бабочки вышли лишь из 4 куколок, помещенных среди крапивы; среди куколок острова Уайт смертность на заборах была значительно выше (90 съедено, 8 бабочек вылетело), чем на коре (135 к 84), на стенах (14 к 12) или на кра пиве (20 к 15), где куколки были менее заметны. Эти опыты показали, что в местах, где обильны мелкие птицы, «происходит жестокий отбор с огромной смертностью, несмотря на кратковременность куколочной стадии» (от 10 дней до 3 недель), и что «поверхность, на которой куколка выделяется, для нее гораздо опаснее фона, ее укрывающего»,

Воробьи и гусеницы бабочек. Изучая наследование диморфизма у бабочки *Colias philodi-e,* Джерул [205] наткнулся на вариацию, отличавшуюся окраской крови насекомого на всех стадиях его развития. Нормальные гусеницы имеют зеленую окраску и кажутся совершенно незаметными на клевере, которым питаются. Эти же гусеницы имели сине-зеленую окраску и поэтому были заметны, как «голубика на кусте». Относительная ценность покровительственной окраски в предотвращении нападения птиц доказана следующими наблюдениями. Смешанная группа гусениц, содержащая от одной трети до одной четверти сине-зеленых вариантов, была подвергнута нападениям воробьев на протяжении десяти дней. В конце этого периода выжившими оказались почти исключительно гусеницы нормальной травянисто-зеленой окраски; птицы уничтожили всех сине-зеленых гусениц, кроме двух очень маленьких и еще не заметных, оставив нетронутыми множество нормальных критических особей.

Ночные хищники и бабочки. Исследования Гаррисона [230], посвященные пяденице *Oporabia autumnata* и проводившиеся в- Эстон-Муре в Йоркшире, содержат дальнейшие сведения по избирательному уничтожению более заметных представителей вида хищниками. В начале девятнадцатого столетия сосновый лес, содержавший отдельные группы березовых деревьев и ольхи, был разделен полумидъным пространством вереска и, орляка на две отдельные части, известные под названием Вильтон-Вуда и Нормандского заповедника. В это время две популяции *O. autumnata* были, вероятно, сходны и продолжали жить в идентичных условиях до 1885 *i.,* когда буря произвела опустошения в заповеднике, в котором сосны были затем замещены березой. Вильтон Вуд оставался нетронутым, но здесь береза и ольха постепенно исчезали. Поэтому с 1885 г. колониям *O. autumnata* пришлось жить в совершенно различных условиях: одной части в березовом лесу, где исчезли хвойные, а другой — в сосновом лесу, откуда исчезали береза и ольха. В 1907 г. популяции обнаружили заметную дивергенцию по ряду признаков, в том числе п по

окраске. В хвойном лесу около 96 % бабочек принадлежало к темной форме, а 4% — к светлой. В березовом лесу было около 85% светлых и 15% — темных. Разница, невидимому, была обусловлена избирательным истреблением светлых бабочек, более заметных в хвойном лесу, совами, козодоями и летучими мышами. Хотя здесь темные бабочки были многочисленнее светлых более чем

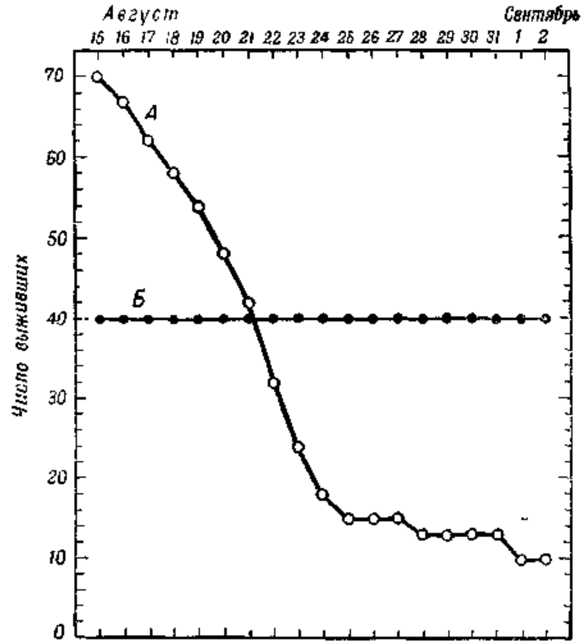


Рис. 46. Кривые избирательного истребления богомолов *Mantis religiosa* хищниками. *А* — выживание 70 богомолов, помещенных на неподходящий фон (зеленые на бурый и бурые на зеленый); *Б* — выживание 40 богомолов, помещенных на подходящий фон (зеленые на зеленый и бурые на бурый). (По Чесноле).

в 25 раз большинство бабочек, съеденных этими хищниками (как видно было по оброненным крыльям), принадлежало к светлой форме. Это различие при избирательном уничтожении добычи объясняется не простой случайностью, но склонностью сумеречных хищников ловить особей, более заметных во время лёта в сумерках, то есть более светлых, которые поэтому истребляются в большем количестве.

Птицы и богомолы. Цифровые данные, очень ярко выявляющие действенность покровительственной окраски в качестве средства

защиты, были получены Чеснолой, приводившим опыты с богомолом *Mantis religiosa* [91]. В Италии, где проводились опыты, это насекомое встречается в двух формах — зеленой и бурой. Автор указывает, что зеленая форма всегда попадается на зеленой траве, а бурая — на траве, выжженной солнцем. В его опытах особи *обеих* форм привязывались к зеленым растениям в местах с зеленой растительностью и к бурым растениям там, где растительность была выжжена и имела бурый цвет.

Распределение особей было следующим: 65 бурых особей— 45 на зеленых и 20 на бурых растениях; 45 зеленых особей — 25 на бурых и 20 на зеленых растениях. Таким образом, из 110 особей 70 были на фоне, контрастном для них, а 40 —на фоне, с которым их окраска совпадала. Ежедневная смертность, полученная за период наблюдения, изображена на рис. 46.

Почти вся смертность была результатом поедания птицами. Мы видим, что элиминация была ограничена всецело особями, находящимися на неподходящем фоне. За 18 дней наблюдения в этих группах погибло 60 особей. Но 40 бурых и зеленых насекомых, выставленных соответственно на бурых и зеленых растениях, остались совершенно нетронутыми.

Наблюдаемое неравенство едва ли можно объяснить чем-либо, кроме избирательного поедания, связанного .с легкостью или трудностью обнаружения добычи.

В 1927 г. опыты в том же направлении были проведены Беляевым [42], который употребил зеленую, желтую и бурую формы *Mantis.* Из 60 насекомых, выставленных на буром фоне, 27 были за две недели съедены птицами *(Oenanthe oenanthe* и *Tinnunculus* sp.), а именно:

	Зеленые особи	Желтые особи	Б}рые особи
Первоначальное число особей	20	20	20
Число съеденных . . .	11	12	4
% уцелевших . . .	.45	40	80

Второй опыт Беляева, в котором серая ворона *(Corvus comix)* съела 35 богомолов за 24 часа, не дал избирательной элиминации.

Робсон и Ричарде [543] в своем обзоре по этому вопросу отнесли эти опыты Чеснолы и Беляева вместе с опытами Паультона и Сандере [526] и др. к категории таких, в которых «аналогия с естественным процессом сомнительна», и по этой причине игнорируют их, ьак неубедительные в качестве доказательств избирательной гибели в природе. Автору такая оценка представляется неправильной и неуместной. Весьма печально и то, что Ричарде и Робсон не смогли включить в свой обзор приводившиеся в одной из первых глав этой книги данные Сэмнера [599, 600, 601], представляющие собой, быть может, наиболее важную.

обширную и убедительную серию опытов, когда-либо проделанных для доказательства функционального значения покровительственной окраски. Эти авторы не делают каких-либо ссылок на важные и \ бедительные опыты Юнга [681] и Джерула [205]. В силу этих пробелов их возражения против приспособительного истолкования окрасок на том основании, что «формулировки, предлагаемые ныне, основаны в большой степени на допущениях, занявших место отсутствующих доказательств», едва ли соответствуют действительному положению вещей.

Вороны и куры. На пастбище размером несколько более 1 *га,* где паслось около 300 полувзрослых цыплят, Девенпорт [137] наблюдал, как три вороны гонялись за цыплятами, уничтожив меньше чем за два часа 24 штуки. Цыплята распадались по цвету на три категории: 40% белых, 40% черных или почти черных и 20% пестрых—серых с желтым, более или менее напоминавших по окраске банкивскую курицу. Если бы никакой избирательной элиминации не было, то среди 25 мертвых случайное распределение дало бы пропорцию 9,6 белых, 9,6 черных и 4,8 пестрых. На самом деле среди убитых оказалось 10 белых, 13 черных и 1 пестрый, серый с желтым. Не было убито ни одной птицы «дикой» окраски. Девенпорт приходит к выводу, что эти данные указывают на избирательное уничтожение естественными врагами одноцветно окрашенных цыплят (возникших при одомашнении). Комментируя наблюдения Девенпорта, Робсон и Ричарде [548] высказали мнение,что чрезвычайно малое количество особей — 24 птицы, совершенно недостаточно для установления действия отбора. Такое отношение к фактам представляется мне неправильным. Более того, эти авторы не упоминают о факторе, могущем компенсировать малую численность убитых особей. Дело в том, что убитые птицы были большей частью леггорнами и минорками (хорошими летунами), тогда как уцелевшие «дикие» были главным образом темными брамами (слабыми летунами). Их дальнейшее замечание, о том, что «весьма проблематично, действительно ли пестрые птицы менее заметны, чем черные и белые», несправедливо и игнорирует принципы, от которых зависит маскировка. Относительная незаметность полосатых птиц в сравнении с птицами, имеющими сплошную окраску, ясно показана фотографиями Пирля [461]. Всякий, кто наблюдал за курами в сельской местности, знает, насколько более заметны птицы сплошной окраски — черные или белые, в сравнении с коричневыми или серыми крапчатыми особями промежуточных тонов.

Пирль [461] также изучал гибель кур при нападениях различных врагов, в том числе крыс, скунсов, лисиц и хищных птиц. Из популяции в 3007 полосатых и 336, имеющих одноцветную окраску, за 10 месяцев было убито 290 (9,64%) первых и

35 (10,42%) вторых. По этим данным он делает заключение, что относительная незаметность полосатого существенного рисунка не дает его обладателям преимущества по отношению к естественным врагам...»

В этих наблюдениях, однако, доказательства полезности покровительственной окраски, невидимому, маскируются другими факторами, например образом жизни хищников, охотящихся главным образом с помощью обоняния, а не зрения. Кроме того, следует помнить, что защитное действие полосатости в случае плотной популяции цыплят на куриной ферме выявится слабее, чем в естественных условиях, где птенцы данного вида будут лишь одним из элементов разнообразной потенциальной добычи.

Птицы и саранчевые. Замечательная серия опытов была недавно описана Изели [283], исследования которого были посвящены изучению селективного значения покровительственной окраски саранчевых в связи с нападениями насекомоядных птиц. Для этих целей было отгорожено 96 квадратов, каждый площадью 40x40 *см*. 72 квадрата было предназначено для четырех типов • естественного фона: 1) черная почва, 2) белая почва, 3) красная почва и 4) зеленая растительность. На этих фонах саранчевые разных видов были подвергнуты нападениям различных домашних и диких птиц. Для опытов были взяты саранчевые, обладающие естественной покровительственной окраской, а именно: 1) белые виды *Trimerotropis pistrinana* и *Hadrotettix trijasciatus* (с белых меловых подпочв Хаустонских глин); 2) черные виды *Encoptolophus subgracili?* и *Trarhyrhachis kiowa fuscifrons* (с черных глинистых почв Хаустона); 3) красновато-бурые виды *Spharagemon collare cristatum* и *Hadrotettix tnfasciatus* (с красных почв); 4) зеленый вид — четвертый и пятый нимфальные возрасты зеленой фазы *Chortophaga viridifasciaia* (с берегов рек и травянистых равнин)".

Изели поместил равные количества саранчевых на почвы, с которыми их окраска гармонировала и контрастировала. В этих условиях насекомые соответственно обозначались как *защищенные» и «незащищенные». Так, *T. pЫnnana* классифицировался в качестве «защищенного» на белой почве и «незащищенного» на других почвах. Для удержания насекомых на месте они либо привязывались тоненькой ниточкой к гвоздю, либо усилились. На месте насекомые проверялись перед каждым опытом, а затем учитывались по истечении периода нападения хищников. Опыты разделяются на три группы в соответствии с использовавшимися хищниками, а именно: 1) курами-бентамками; 2) дикими птицами — пересмешниками, кардиналами, ласточками и хохлатыми сойками; 3) домашними индейками. Ниже дается сводная таблица Изели (табл. 5).

Таблица 5

Избирательное истребление саранчевых птицами (опыт 1)
(по Изели)

Птицы	Саранчевые	Съедено		Выжило		Всего особей
		особей	%	особей	%	
Бентамки	Защищенные	81	44	104	56	185
	Незащищенные	157	85	28	15	185
Дикие птицы	Защищенные	39	34	75	66	114
	Незащищенные	96	84	18	16	114
Индейки	Защищенные	37	46	43	54	80
	Незащищенные	73	91	7	9	80

Большой интерес представляет наблюдение, сделанное в этих опытах, относящееся к особям, названным Изели «долговременно выживавшими». Использование меченых саранчевых позволило проследить судьбу отдельных особей в течение длительных периодов нападений хищников. «При постоянных нападениях диких птиц и время от времени трех бентамок и индейки 22 разных сараичевых из числа меченых особей оставались живыми и активными на протяжении более 20 час. Три меченые особи оставались в садке свыше 48 час. и одна *Trimerotropis pistrinaria* — в течение четырех дней. Стоит отметить, что все 22 долговременно выживавшие особи относились к категории *защищенных*. С другой стороны, в течение продолжавшегося 3 недели испытания ни одна из 379 *незащищенных* особей саранчевых не оказалась в числе долговременно выживавших».

Этот автор проделал и дальнейшие опыты. В одном из них оказалось, что трем бентамкам требовалась в среднем одна минута, чтобы найти и съесть каждого из 40 наркотизированных незащищенных саранчевых в садке. Двумя днями позже за тот же срок те же птицы смогли обнаружить лишь 6 из 40 защищенных саранчевых. За следующие 3 минуты они нашли только еще 6 насекомых. Наконец, когда к бентамкам присоединили индейку и после того как все они пробыли в садке в течение 1 часа 20 мин., 2 насекомых все еще оставались ненайденными.

В другом типе опытов были выставлены открытые клетки, с дном, выложенным почвой двоякого рода, а именно известково-

мергелистой и черной глинистой. Были высажены равные количества защищенных и незащищенных саранчевых, которым дали возможность несколько приспособиться до появления индеек или бентамок. Результаты опыта показаны в табл. 6.

Таблица 6

Избирательное истребление саранчевых птицами (опыт 2)

(по Изели)

Птицы	Саранчевые	Съедено		Выжило		Всего особей
		особей	%	особей	%	
Бентамки и индейка	Защищенные	9	30	21	70	30
	Незащищенные	30	100	0	0	30

Таким образом, данные Изели выявляют яркое селективное значение приспособительной окраски у криптических саранчевых в качестве защиты от нападений тех хищников, которые пользуются для ловли жертв преимущественно зрением.

Гнездящиеся птицы л криптические насекомые. Каррик [88], проведя вблизи Глазго интересную серию опытов, получил данные, подтверждающие действенность прокриптического сходства со средой в качестве средства защиты от естественных врагов, охотящихся с помощью зрения. Исследуя инстинкты и избирательность питания некоторых мелких насекомоядных птиц, Каррик использовал инстинкт гнездования. В период выкармливания птенцов он выставил вблизи гнезд в качестве пищи различного рода насекомых. Роль хищника играли следующие птицы: крапивник *{Troglodytes troglodytes),* серая славка *(Sylvia communis),* пеночка-весничка *(Phylloscopus troehilus)* и береговая камышевка *(Acrocephalusschoenobaenus).*

Поскольку наблюдения над поведением в природе диких птиц по отношению к покровительственно окрашенной добыче редки, следует хотя бы кратко описать примененный метод и результаты, полученные в одном из этих опытов. У гнезда камышевки, расположенного на торфянике среди травы, были поставлены две веттзи— ветвь вяза и ветвь боярышника. Эти вегви сразу же были использованы птицами-родителями в качестве насеста при вылетах и прилетах. На вязе были помещены 22 гусеницы пяденицы *Lycia hirtaria,* а на боярышнике — 15 гусениц *Taeniocampa gothica.* Первые — бурые и палочкообразные — были почти незаметны, вторые — зеленые — были значительно более заметны. Сверх

того, близ ветвей была помещена крапива с 17 гусеницами крапивницы *(Vanessa urticae),* в отличие от других гусениц, очень заметными и активными. Кормя птенцов, птицы за время наблюдения (1,5 часа) посетили ветвь вяза 19 раз, поймав 4 и оставив 18 криптических гусениц. Они посетили ветвь боярышника 15 раз, поймав 12 и не тронув 3 менее криптических гусениц. Ни одна из бросающихся в глаза, но имеющих отвратительный вкус гусениц крапивницы не была тронута. Опыт кормления из кормушки, поставленный сейчас же вслед за этим наблюдением, показал, что гусеницы *L. hirtaria* поедались столь же охотно, как гусеницы *T. gothica.*

У другого гнезда 7 криптических гусениц *Selenia bilunaria,* находясь на ветви боярышника, с которой они были очень сходны, полностью избегли внимания пары славок, но 2 из 4 были схвачены, находясь на фоне, где они были более заметны. Эти и другие наблюдения Каррика над насекомоядными птицами показывают жизненное значение покровительственной окраски в защите насекомых от обнаружения. В ответ на возможное возражение, что добыча предлагалась в большой концентрации и была более доступна, чем это обычно бывает в природе, автор указывает, что скопление криптических особей неизбежно снижает их защищенность. Этот фактор, так же как и нарушение спокойствия гусениц, усиливающее их подвижность, увеличивают значение полученных результатов. Птицы обладают изумительно острым зрением, с помощью которого они обнаруживают и ловят добычу. По перед нами данные о том, как корольки, славки, камышевки, разыскивая и ловя добычу для своих птенцов, многократно пролетают рядом со съедобными гусеницами, садятся среди них и не замечают большую часть этих гусениц до тех пор, пока добыча остается неподвижной. Будучи замеченными, эти съедобные гусеницы быстро поедаются, и неоднократно обнаруживалось, что именно движущееся насекомое привлекало внимание. Отсюда очевидна жизненная необходимость инстинкта неподвижности — одного из слагаемых маскировки гусениц пядениц.

ПРЯМЫЕ ДАННЫЕ НАБЛЮДЕНИЙ НАД ПОВЕДЕНИЕМ ХИЩНИКОВ В ПРИРОДЕ

Касающиеся этих вопросов наблюдения над поведением диких животных в природе относительно редки. Однако в опытах, даже в лучшем случае, не удается точно воспроизвести естественные условия. Поэтому я закончу сводку доказательств, приведенных в этом разделе, данными нескольких наблюдений. Хотя это и отдельные примеры, но они ценны тем, что показывают значение зрения для охотника и окраски для жертвы в той бесконечной

борьбе за существование, с которой так или иначе встречаются все живые существа.

Полосатый ужи лягушка. Дитмарс [144] следующим образом описывает встречу полосатого ужа *Eutenia saurita* с лягушкой: «Работая в болотистой местности, я был свидетелем любопытного случая. Высокое, скрипучее кваканье маленькой лягушки привлекло мое внимание к полосатому ужу, схватившему лягушку за заднюю ногу. Движения лягушки были столь сильны, что она вырвалась и бросилась наутек быстрыми прыжками, преследуемая ужом. Движения змеи были изумительно быстры, а за движениями лягушки она следила очень зорко. Она мчалась за лягушкой около 2,5 *м,* когда лягушка остановилась, спрятавшись среди листвы. Уж тоже остановился, но весь олицетворял внимание, с поднятой шеей и высунутым языком. Он зорко глядел вокрјг, когда движение лягушки снова привлекло его внимание. Уж мгновенно бросился на лягушку и не выпускал ее на этот раз до тех пор, пока не проглотил совсем». Этот случай особенно интересен тем, что еще раз показывает значение неподвижности, без которой и самая лучшая маскировочная окраска приносит мало пользы.

Оса и паук. Хингстон следующим образом описывает спасение паука от опасности: «Паук-крестовик сплел свою сеть на крыше хижины из пальмовых ветвей. На ней была подстилка, состоявшая из спутанных нитей, пересыпанных тонкой древесной пылью. Сидя на пей, паук хорошо гармонировал с фоном, будучи почти невидимым. Появилась крупная черная дорожная оса. Она явно искала добычу, осматривая все укромные места, заплетенные паутиной, и время от времени быстро взлетая в воздух. Она приблизилась к замаскированному своей внешностью пауку, и ее передняя нога случайно коснулась нити паутины. В то же мгновение паук стремительно сорвался со своего места. Это было не простое падение, но сильный прыжок, после которого паук повис на невидимой нити на 20 *см* ниже своей паутины. Он оставался там, неподвижно вися минуты три, затем медленно поднялся обратно к паутине и обнаружил, что дорожная оса за это время исчезла» [265].

Птицы и бабочки. Крилтическая окраска, сочетающаяся с криптичвсяими инстинктами, может быть эффективна даже против хищных птиц, в инстинктах и способах питания которых важную роль играет высоко развитое зрение. В статье, посвященной нападениям британских птиц на бабочек, Колленетт [104] опубликовал следующий отрывок из письма Фрохаука: «Мне много раз приходилось наблюдать пустельг, преследующих сатира *Satyras semele,* и видеть, как они пытались схватить бабочку за крылья, но обычно безуспешно. Если такая попытка не ‌удается, бабочка садится на землю и становится незаметной для птицы. Это я видел много раз».

Почти такое же поведение наблюдалось С\иннертоном Г610] у африканских бабочек из рода *Charaxes.* Подвергшись нападению птицы, эта бабочка, по его словам, «обычно прекращает полет и бросается к ближайшему укрытию, чаще всего к земле, а затем остается со сложенными крыльями, пока пе минует опасность. Крупный *Charaxes,* который, как я видел, спасся таким образом от дронго, оставался неподвижным, пока птица напрасно искала его».

Успешное применение той же тактики наблюдалось Бингемом, как видно из следующего интересного наблюдения, приводимого Паультоном [506]. «Идя через довольно открытые заросли вблизи большой дороги, я вспугнул бабочку *Melanitis zitenius;* взлетевшую бабочку заметила птица — королевский дронго *(Dicrurus)* и хотела ее поймать, но промахнулась. Бабочка извернулась, перелетела на другую сторону дороги и опустилась на землю среди растительности и опавших листьев. Дронго порхал в течение минуты не далее чем в 1 л от места, где села бабочка, не заметил ее, отлетел, вернулся и снова порхал над этим же местом, но снова безуспешно, а затем взлетел на дерево. Я подошел очень осторожно и, несмотря на то, что тщательно заметил место, где села бабочка, нашел ее лишь после десятиминутных терпеливых и очень осторожных поисков. *Melanitis* сидела тут же, среди мертвых листьев, сложив крылья, и выглядела совсем как мертвый, сухой лист».

Соколы и дрофы. Еще более замечательна очень действенная покровительственная окраска таких крупных птиц, как дрофы, удивительно сливающиеся с пустынным окружением. Доказательства того, что это обманывает не только глаз человека, но и гораздо более острые, значительно более тренированные глаза хищных птиц, получены Чизменом. Я приведу следующее место из его книги [94]: «Я хотел сфотографировать гнездо дрофы-красотки и д}мал, что, выпуская ловчих соколов над землей, можно спугнуть насиживающих птиц и тем заставить их выдать место гнезда. Несмотря на то, что мы прошли большое расстояние и что на нашем пути, несомненно, было много гнезд, так как мы -часто встречали группы самцов дрофы, ни мы, ни наши соколы не смогли обнаружить ни одного гнезда».

Глава И

ВНЕШНИЙ ОБЛИК II ПОВЕДЕНИЕ АПОСЕМАТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Прежде чем перейти к нашей основной теме — предостерегающей окраске животных, мы должны рассмотреть здесь некоторые факты, связанные с проблемой привлечения внимания в целом. Современные исследования зрительного восприятия и приспособительной окраски делают все более ясным, что оба эти явления тесно связаны между собой и что бросающиеся в глаза признаки жертвы развивались параллельно с чрезвычайно специализованным зрительным аппаратом хищных животных. Эта связь между внешним обликом одних животных и зрением других становится во многих отношениях вполне ясной и представляет широкое поле^для дальнейших исследований.

Например, любопытно, что хорошее восприятие красных лучей глазами дневных птиц связано с широким использованием в окраске самых разных организмов и органов оранжевого, киноварного, малинового и алого цветов. При этом функция окрасок может быть диаметрально противоположной, например у цветов или плодов она может быть привлекающей, а в других случаях, когда носителями этих окрасок является опасная или невкусная добыча, она должна отталкивать.

Красные тона господствуют в окраске срнитофильных цветков Патагонии, Бразилии, Южной Африки или Западной Австралии. Среди 159 видов орнитофильных цветков перечисленных Вертом [661], 84% были красными. Очень интересно отметить, что эти цветы приспособлены к потребностям и вкусам птиц и в других отношениях: они не имеют запаха, вырабатывают в больших количествах нектар, обладают упругими пестиками и рыльцами и обычно не имеют «посадочной площадки» для насекомых.

Пикенс [470] указывает, что для колибри красный цвет крайне привлекателен. Колибри садятся пэ лоскуты красной бумаги или материи; наблюдали, как они прилетали на куски свежего мяса. Пикенс обнаружил, что в южной части Аппалачских гор большая часть красных цветков имела трубчатую форму, которой

колибри оказывают большое предпочтение. Это же оказалось правильным и для большинства оранжевых цветков этой местности. Нигде на востоке Северной Америки он не смог найти настоящих орнитофильных цветков иных окрасок, чем оранжевая и красная. Из 110 видов цветков, которые посещались колибри, было 45 красных, 19 пурпуровых и 15 оранжевых. Вряд ли необходимо упоминать здесь о широком распространении красного цвета среди привлекательных для птиц плодов и ягод, например вишен и слив, смородины и клубники, шелковицы и малины, яблок и помидоров, плодов шиповника, остролиста и тисса, бересклета, рябины и калины. Джильберт Уайт сделал интересное наблюдение, что «окраска очень влияет на выбор пищи птицами, ибо хотя белая смородина гораздо слаще красной, но они редко трогают белую, пока не объедят все кисти красной».

Весьма специализованное и весьма замечательное использование красного цвета, также приспособленное для привлечения птиц, наблюдается у паразитической трематоды *Diitomum macrostomum,* внешность и развитие которой будут рассмотрены ниже в качестве примера привлекающей окраски.

Как мы увидим ниже, красный цвет • является одним из существенных элементов угрожающей и предостерегающей окрасок насекомых, лягушек и многих других животных. Ярко выявляясь при сочетании с черным, красный цвет постоянно встречается в окрасках апосематических жуков, полужесткокрылых, перепончатокрылых и других групп.

Эта взаимосвязь между внешними признаками, с одной стороны, и зрительным восприятием — с другой, доказывается «от противного» на примере млекопитающих. Гексли обратил внимание на то, что отсутствие цветного зрения у всех млекопитающих, кроме приматов, сочетается с отсутствием у них иных окрасок, кроме черной, белой, серой и различных оттенков желтовато- или рыжевато-бурой. Только у обладающих цветным зрением приматов мы находим развитие ярких оттенков, например синего и розового.

РАЗНООБРАЗИЕ ПРИВЛЕКАЮЩИХ ВНИМАНИЕ ПРИЗНАКОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ НАЗНАЧЕНИЯ

Следует отметить некоторые специфические связи между природой предупреждающих признаков и их использованием. Внешние признаки сильно меняются в зависимости от специальной функции, в связи с которой они развивались, а также в зависимости от того, рассчитаны ли эти признаки на действие на дальнем или близком расстоянии, является ли их функция индивидуальной или коллективной.

Признаки, приспособленные в первую очередь для привлечения внимания, включая и те, которые обусловливают узнавание издали и предупреждение на дальнем расстоянии, должны быть возможно более заметными. В природе они состоят обычно из простых рисунков ярких тонов, часто покрывающих большие поверхности тела. Таковы белые опознавательные знаки, выставляемые напоказ при полете вьюрками, снегирями, сойками, чекканами, ласточками, многими куликами и другими птицами.

С другой стороны, признаки, приспособленные для того, чтобы вызывать эмоции, включая испуг и чувство страха, или же вызывающие сексуальное возбуждение, обычно используются на близких расстояниях. В соответствии с этим, они, по сравнению с предыдущими, более сложны по рисунку, более разработаны по расцветке и представлены на меньших поверхностях тела, будучи рассчитаны на рассматривание вблизи. Кроме того, в отличие от более простых признаков, служащих для опознавания на дальнем расстоянии, они часто обладают мимикрирующим, или подражательным, действием, напоминая уже знакомые наблюдателю предметы. Обычно они сопровождаются особым поведением и позами. Это видно, например, в частом использовании очень различными животными глазчатых пятен при ухаживании или соперничестве, при отпугивании, обмане или при неожиданном выставлении скрытых окрасок, превращающих безобидное животное в мнимо опасного врага.

Следует также отметить, что узоры окраски, используемые в брачный период, обычно нежны и красивы, в то время как расцветки, имеющие отпугивающее или предостерегающее значение, скорее ярки и заметны, нежели красивы. Ко второй категории можно отнести грубые схемы окраски скунсов и шершней, тогда как к первой категории относятся необыкновенно тонкая окраска и сложность оперения фазана-аргуса, райских птиц и птицы-лиры.

Можно также классифицировать привлекающие внимание признаки и по другому принципу, противопоставляя признаки, сходные по характеру и по приспособительному значению у различных видов, с одной стороны, признакам, свойственным одному лишь данному виду и имеющим в каждом случае особый приспособительный характер—с другой. Признаки первого типа известны под названием бэтсовской и мюллеровской мимикрии. Второй тип, воплощающий принцип «различности» (distinctivness) Ловенца [356], менее известен, а его значение и широкое распространение были поняты лишь недавно.

«Различность» является свойством большинства опознавательных признаков, но рассмотрение таких признаков лежит за пределами настоящей работы. Мы можем отметить, однако, что, существует резкое различие между расцветками, общими

для целых групп и служащими для различения отдельных видов. Если речь идет о заметности, общей для группы, то может быть использована чрезвычайно простая расцветка. Но отличительные узоры окраски должны состоять из достаточного числа разных компонентов, чтобы сделать возможными различные их комбинации. И, конечно, отличительные признаки могут быть как видимыми, так и слышимыми. Таковы, например, окраски, которыми различаются разные виды дроздов, голубей *ала* туканов, ИЛИ же пение, которым отличаются столь сходные по внешности птицы, как пеночка-теньковка и пеночка-весничка.

ОКРАСКА АПОСЕМАТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Нет необходимости перечислять здесь примеры предостерегающе окрашенных животных или анализировать используемые комбинации окрасок; достаточное количество их приводится в последующих разделах, где будут рассматриваться многие детали внешнего облика, инстинктов и поведения апосематических животных в связи с поведением и психологией хищников.

Здесь я хочу только привлечь внимание к интересному факту, что во многих группах животных мы находим апосематические виды, несущие сходные сочетания бросающихся в глаза цветов, например красного, черного и белого; желтого, черного и белого; красного и черного: оранжевого и черного; белого и черного, то есть цветов, обеспечивающих максимальную заметность и облегчающих распознавание на фоне обычной зеленой и бурой окраски окружающей среды.

Каждый, кто усомнится, что именно эти цвета действительно сильнее всего бросаются в глаза, сможет быстро убедиться в своей ошибке, если попытается сыграть партию гольфа зелеными или бурыми мячами, вместо белых. Именно в силу своей заметности упомянутые выше цвета употребляются для окраски мячей в играх, требующих точности или быстроты, как крикет, крокет, поло, пинг-понг, теннис, хоккей и биллиард. «

Ясно также, что простота окраски, достигаемая с помощью нескольких цветов и резких узоров, должна играть важную роль в успешной демонстрации врагу несъедобности особи. Малочисленность употребляемых при этом цветов и з^{73О}Р^{ов} обеспечивают легкое распознавание несъедобной добычи и уменьшают число ошибок, совершаемых хищником.

Ошибки наблюдаются как у молодых животных в период их «обучения» так и у взрослых, ибо совершенно невероятно, чтобы птицы и другие насекомоядные животные могли когда-либо научиться различать и помнить сотни видов, из числа которых они должны выбирать свою добычу в природных условиях. В силу этого опознавательные признаки общего типа, свойственные большому числу апосематических форм, должны сильно облегчать немедленное распознавание нежелательной добычи.

Это положение подтверждается следующими наблюдениями. Моттрам обратил внимание, что и рыбы и птицы склонны ошибаться, принимая неодушевленные предметы за насекомых, которыми они питаются [427]: что такие предметы, в особенности если они несколько напоминают поедаемых насекомых, внимательно высматриваются, а иногда и поедаются по ошибке вместо подлинной жертвы, доказывается прямыми наблюдениями в природе, анализом содержимого желудков, а еще более убедительно тем фактом, что рыб можно обманывать и ловить на удочку с помощью грубой имитации насекомого. Следует, в частности, отметить, что подобные ошибки совершают даже птицы с их исключительно острым зрением.

Наблюдения Моттрама показывают, что серые мухоловки и ласточки нередко меняют направление полета, чтобы поймать легкие парящие предметы вроде кусочков перьев, летучих семян или кусочков соломы, которые они принимают за летящих насекомых. Например, однажды в апреле можно было видеть, как трясогузка, поедавшая поденок *Brachycentrus snbnubilus,* несколько раз бросалась на маленькие плавающие предметы, напоминающие насекомое; дважды она схватывала их с поверхности воды и затем бросала. Еще поразительнее то, что не только рыбы, но даже птицы также обманываются искусственными «мухами» рыбаков. Так, во время лёта голубокрылых поденок *EphemereHa ignita* Моттрам наблюдал, что ласточки несколько раз выхватывали из воды и уносили по воздуху на 1—2 *м* его искусственную «голубокрылую поденку»; птицы были так настойчивы, что мешали рыбной ловле. Этот автор лично наблюдал подобные ошибки у следующих птиц: лугового конька, желтой трясогузки, белой трясогузки, камышевки-барсучка, черноголовой овсянки, ласточки, стрижа, козодоя, домашней утки, лысухи, крачки и у не определенного вида летучей мыши.

Факты обмана птиц приманками отмечаются Юнгом [681], приводящим случай с соколом *Falco anatum,* убитым, когда он уносил деревянного бекаса-приманку, а также со скопой *(Pandion halia'ëtus carolinensis),* схватившей деревянную рыбу.

Эти наблюдения имеют важное значение для проблемы предостерегающей окраски, ибо они показывают роль привлечения внимания. Принимая во внимание, что хищникам необходимо обучение на опыте и что, имея подобный опыт, они все же легко обманываются грубым внешним сходством, мы можем оценить значение и пользу для несъедобной добычи таких окрасок и инстинктов, которые возбуждают и, даже можно сказать, приковывают внимание. Они легко могут быть изучены хищником и ассоциированы с несъедобными качествами и, таким образом,

облегчая немедленное распознавание врагом, оберегают от него.

Важность того, чтобы цвета, применяемые для привлечения внимания, были заметны и ограничены но числу, была понята много лет назад Паультоном [496!, который пришел к этому выводу, сравнивая внешность насекомых, оказавшихся несъедобными, и впервые опубликовал его в своей работе «Окраски животных». Эта точка зрения была многократно подтверждена последующими опытами и наблюдениями.

Справедливость этого принципа ярко отразилась в опытах Джонса [290] по относительной съедобности разных американских насекомых для насекомоядных птиц. Этот исследователь показал, что наименее съедобные среди 5000 насекомых, принадлежащих к двумстам разным видам, характеризовались, как правило, бросающимися в глаза расцветками красного, оранжевого или желтого цветов, тогда как среди более съедобных видов ни один не выставлял этих окрасок в положении покоя.

В одной группе животных за другой, среди форм, принадлежащих к очень отдаленным друг от друга семействам и отрядам, в качестве внешнего и видимого признака опасных или несъедобных свойств применяются все те же окраски — черная, красная, оранжевая. Действительно, у этих животных, защищенных от врагов рядом неприятных свойств, единственным общим внешним признаком является тип окраски, тогда как по другим признакам — форме, размерам, строению, скульптуре — они очень резко отличаются друг от друга.

Таким образом, специфические системы окраски, например чрезвычайно эффективное сочетание черного и желтого, проходят красной нитью через всю естественную классификацию животных. Комбинации черного и желтого цветов (мы берем их в качестве примера) являются предостерегающим или ложнопредостерегагощим сигналом большого числа совершенно неродственных животных, например саламандр *{Salamandra maculosa),* древесных змей *(Dipsadomorphas dendrophilus),* морских змей *(Pelamydrusplaturus),* пилильщиков *(Athalia cordata);* наездников *(Metopius dentatus),* ос *(Vespa vulgaris),* пчел *(Nomada alternata),* гусениц *(Hypocrita jacobaeae),* куколок бабочек *{Abraxas grossulariata, Acraea korta),* бабочек-стеклянниц *(Trochilium crabroniformis),* усачей *(Clytus arietis),* божьих коровок *(Chilomenes lunata),* долгоносиков *{Alcides ruptui.},* мух *(Syrphus ribesii, Volucella bombylans),* клопов *{Oncopeltus jucundus)* и цикад-горбаток *(Heteronotus armatus),*

ОКРАСКА В СВЯЗИ СО СРЕДОЙ II ИНСТИНКТАМИ

В предающем разделе мы видели, что некоторые цвета и некоторые сочетания цветов у различных животных имеют своей целью

увеличение их заметности. Но если на этом поставить точку, то мы рискуем создать совершенно ложное представление о тех средствах, которыми животные с предостерегающей окраской достигают заметности в природе, так как мы ничего не сказали о двух важных факторах, которые столь же существенны, как и окраска, а именно об инстинктах и об условиях среды. Говоря о покровительственной окраске, я подчеркивал важность изучения животных в связи с их обычным поведением и естественной средой. Все сказанное приложимо в равной мере и к апосематическоп окраске. Яркие пигменты и расцветки сами по себе не означают бросающейся в глаза внешности. Это зависит, в основном, от того, как, когда и где носится яркое одеяние.

Многие ярко окрашенные животные в действительности криптичны в природных условиях. В самом деле, мы сталкиваемся с парадоксальным явлением, что в некоторых случаях наиболее действенная маскировка в природе требует одеяния, которое в МJзее покажется самым ярким примером предостерегающей окраски, Так, например, сочетание черного и белого цветов в общем, несомненно, одна из наиболее заметных комбинаций окрасок, которые можно встретить в природе, но внешние обстоятельства способны в корне изменить ее заметность: африканская толстотелая обезьяна *Colobus occidentalis* обладает длинным шелковистым мехом, рисунок которого состоит в основном из черных и белых полос. Но когда животное находится «у себя дома», этот наряд имеет покровительственное значение. «Эта обезьяна,—-говорит Грегори,— живет в больших лесах Абиссинии, Кении, Килиманджаро и Сеттимы, где деревья имеют черные стволы и ветви, покрытые длинными серыми скоплениями мхов и лишайников. Когда обезьяны висят на ветвях, они столь сходны с лишайниками, что я не мог обнаружить их даже на близком расстоянии» [217].

Другой, еще более убедительный, пример этого рода представляет 'мадагаскарский долгоносик *Lithinus nigrocristatus.* В музейном ящике это насекомое, ярко одетое в черный и белый цвета, очень бросается в глаза. Но среди черных и белых лишайников, на которых он обычно обитает, защитное сходство столь совершенно, что долгоносика почти невозможно найти, даже если тщательно исследовать данный участок сантиметр за сантиметром.

Среди птиц 8тот принцип хорошо выражен у малайского белоголового пестрого голубя *(Ptilinopus cinctus),* который, по Форбсу, в больших стаях неподвижно отдыхает в период дневного зноя на открытых ветвях. И тем не менее, как он пишет, «только с величайшим трудом мне или моему остроглазому помощнику удавалось находить их, даже если мы знали дерево, на котором они сидят. Специфическая окраска оперения этих птиц, если их взять в руки или рассматривать в музее, столь заметна и столь бросается в глаза, что трудно поверить, как они могут сидеть на

безлистых ветвях (при условии, если листва есть позади них и над ними) почти без всякого риска быть обнаруженными» [180].

Многие мнимо заметные летучие мыши тоже прекрасно иллюстрируют это правило. Вид рода *Kerivoula* с Формозы (родственный *K. picta)* имеет оранжево-бурое тело и крылья, окрашенные в оранжево-желтый и черный цвета, и, несомненно, выглядит очень заметным в музее. Суинге поймал такую летучую мышь на лонгановом дереве *(Nephelium longanum)*. Как указывает Суинге, у этого вечнозеленого дерева в течение всего года отмирает часть листвы, причем отмирающие листья окрашены в оранжевый и черный цвета, так что на протяжении всех сезонов летучая мышь, свисая с ветвей, окрашена покровительственно [606]. Сходным образом, вид *Mesophylla* из Гвианы имеет чисто белую окраску, но, как описывает Хингстон, «вместо того чтобы проводить день в дуплах деревьев, он висит на воздухе, на листе пальмы, нижняя поверхность которого имеет светлую серебристую окраску; с ней и сливается белая шерсть летучей мыши» [265]. Все это справедливо и в отношении многих крупных животных, вроде сетчатого питона *(Python reticulatus)*. Эта крупная змея одета в чешуйчатую одежду ярких цветов, придающих ей чрезвычайно заметный вид в условиях музея или зоосада. Но в своих родных джунглях, свернувшись у корней дерева или свисая головой вниз с ветки, она почти незаметна [5721, В такой среде расчленяющий рисунок выполняет свою функцию; в самом деле, именно заметность рисунка делает незаметной самую змею. Нужно отметить, однако, что рисунок заметен в силу расположения контрастных тонов, а не в силу заметности самих цветов, потому что цвета эти повторяются' всюду вокруг: ярко-желтый цвет солнечных бликов и пятен, бурые тона коры и мертвой листвы и черный цвет глубоких теней.

Но наилучшие иллюстрации этого правила встречаются в коралловых морях. Рыбы коралловых рифов принадлежат к числу наиболее ярко окрашенных животных, но в природе их яркие краски и пестрые цвета обычно имеют покровительственное значение. И в самом деле, Лонгли, исследуя окраску рифовых рыб в природе, должен был отбросить гипотезу о предостерегающей окраске этих форм. Тоунсенд пишет: «После изучения коралловых рифов более 40 островов в различных частях Полинезии, где рыбы еще более ярко окрашены, чем в субтропических водах Атлантики, мы можем сказать, что богатство и разнообразие фауны беспозвоночных создает в рифовых областях такое разнообразие ярких окрасок, что самая яркая и блестящая рыба быстро нашла бы среду, к которой ее собственная окраска подошла бы без малейшего отклонения» [629].

Отсюда ясно, что окраска животных должна всюду и всегда рассматриваться в связи с их естественной средой. В тех крайних

случаях, когда какое-либо определенное местообитание имеет очень яркую окраску фона, его обитателям во избежание легкого обнаружения, тоже приходится надевать яркую одежду.

В этих и подобных случаях покровительственное действие обусловливается особыми отношениями животного и среды. В других случаях тот же эффект обусловлен особенностями поведения. Так, мы справедливо привыкли считать красный заметным цветом, обычно связанным у животных с несъедобностью или опасными свойствами и, в силу этого, с функцией предостережения. Но есть много красных животных, например некоторые глубоководные рыбы и ракообразные, окраска которых не может иметь такой функции в вечной тьме бездны, а также другие красные виды, цвет которых не связан с этой функцией. Так, например, Лонгли ясно показал, что среди рифовых рыб островов Тортугас 5 красных видов *[Holocentrus siccifer, H. ascensionis, H. tortngae, Amia selHcauda* и *Priacanthus crnentatus)*, принадлежащих к трем разным семействам, имеют одно общее свойство — днем они прячутся в укромных щелях коралловых рифов и выходят из этих убежищ лишь ночью. За месяц наблюдений в местах, о которых было известно, что красные рыбы там обильны, была замечена лишь одна особь, оставившая убежище днем [336]. Взятые в руки, эти рыбы, конечно, были бы отнесены к чрезвычайно заметным. Мы видим, таким образом, важность изучения животных в их естественных условиях. Теперь мы должны рассмотреть действительно ли образ жизни и среда апосематических животных таковы, что подтверждают мнение о предостерегающей роли их окрасок в природе.

ПОВЕДЕНИЕ АПОСЕМАТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Хорошо известно, что в природных условиях апосематические животные обычно свободно выставляют себя напоказ в положениях, в которых они заметны для своих врагов.

Весьма показательно то, что во многих группах апосематические виды резко отличаются в этом отношении от родственных криптических видов, которые отдыхают либо в укрытых местах, либо на виду, но скрытые своим криптическим сходством со средой. Например, большинство морских червей сем. *Terebellidae* защищены от врагов трубками, в которых они прячутся и живут более или менее спокойно, подобно тому, как термиты защищены, обитая под укрытием своих подземных убежищ и крепостей из цементированного картона. Но один вид морских червей сохранил свободу. Этот червь, *Polycirrus aurantiacus*, утратил свою трубку и описан Гарстангом как вид, ползающий среди камней и ризоидов *Laminaria*. Он окрашен в яркокрасный цвет и заметен ночью так же хорошо, как днем, потому что

при раздражении его длинные защитные щупальцы светятся. Экспериментальные данные показали, что это животное чрезвычайно неприятно на вкус и хорошо защищено от некоторых рыб, например *Pollachius* [496].

Скопления заметных черных гусениц павлиньего глаза *(Vanessa io),* открыто сидящих на листьях крапивы; или черно-белые гусеницы желтушной медведицы *(Hypocnta jacobaeae),* открыто сидящие на крестовнике; черно-бело-красные гусеницы *Porthesia auriflua,* поедающие листья боярышника, сидя на их верхней стороне; сходно окрашенные личинки пилильщика *Eriogaster lanestris,* стадно живущие на этом же растении,— эти и многие другие примеры достаточно хорошо известны чтобы о них долго говорить. Паультон рассмотрел этот вопрос на примере британских видов в своей классической работе о покровительственной роли окраски и рисунка у насекомых [494]. Позднейшая литература содержит бесчисленные примеры такого же рода. В последующем изложении будет приведено много примеров связи между предостерегающей внешностью и открытым образом жизни, так что нет нужды дольше задерживаться на этом.

МЕДЛИТЕЛЬНОСТЬ АПОСЕМАТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Медлительное поведение, сочетающееся с явно безразличным отношением к врагам, является другой характерной чертой этих животных. Каждый, кому случалось видеть в природе апосематических саранчевых, вроде южноафриканского *Phymateus viridipes,* знает, насколько резко их поведение отличается от поведения активных криптических видов вроде *Acrida sulpkuripennis.* Первый легко обнаруживается, и ему редко удается избежать поимки; второй прибегает к маскировке, и его трудно поймать. Параллельные различия в поведении криптических и апосематических видов наблюдаются в одной группе животных за другой. Например, если застигнуть на открытом месте восточноафриканского наземного краба *Sesarma meinerti,* то он останавливается и начинает ожесточенно обороняться. С другой стороны, криптический краб *Ocypoda ceratophthalma* при тех же обстоятельствах убегает с .предельной скоростью, либо избегая плена ловкими поворотами и петлями во время бегства, либо же спасаясь под защиту волн прибоя. Большинство видов ящериц, живущих в пустыне, полагается на свою критическую внешность, бдительность. проворство и способность закапываться. Но среди этих форм ядозз'бы *Heloderma suspectum* и *H. horridum* представляют собой резкое исключение. Эти уродливые создания, окрашенные в розовый с черным и черный с желтым цвета, являются единственными ядовитыми представителями всей группы. И в соответствии с апосематигаеской внешностью и ядовитостью они оказываются настолько же плохо приспособленными для бегства, насколько они упорны и опасны в обороне. Дитмарс пишет о *H. snspectum:* «Эта чудовищная ящерица неспособна быстро передвигаться; очень редко ее жирное тело заметно отделяется от поверхности земли... Будучи потоевожена, она сразу останавливается, видимо сознавая бесполезность попыток к бегству» [146]. Сходным образом апосематпческпе лягушки, вроде южноафриканской *Phrynomantis bifasciata* и южноамериканской *Atelopus stelzneri,* тяжелы в движениях, неосторожны, легко заметны и легко ловятся; такие формы резко отличаются от криптических видов, как наземная проворная длинноногая нильская лягушка *(Rana mascareniensis)* или древесный акробат—восточноафриканская хватающая лягушка *(Chiromantis xerampelina).* Каждый натуралист знает, как легко ловится большинство апосематических насекомых в умеренных или тропических областях, будь то перепончатокрылые, полужесткокрылые жуки или чешуекрылые. В общем, они не склонны к бегству, не способны или не склонны к полету, медлительны на земле и заметны при полете. Их полет медлителен, как у божьих коровок; слаб, как у медведицы *Hypocrita;* ленив, как у нимфалиды *Heliconius;* или шумен, как у шмеля и рогохвоста.

СТАДНЫЕ ИНСТИНКТЫ АПОСЕМАТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Другой инстинкт апосематических животных, повышающий их заметность, — стадность, или скопление множества особей в одном месте.

В своей простейшей форме апосематическая стадийность наблюдается в густых скоплениях множества особей на одном кормовом растении. Так, чрезвычайно плохо пахнущие клопы-щитники часто скопляются на поверхности листа, где они образуют заметное пятно. То же можно сказать о стадных личинках пилильщиков, например *Croesus septentrionalis,* и о саранчевых, например апосематическом *Zonocerus elegans,* черно-зеленые нимфы которого, скопляясь на кормовом растении, образуют резко заме - ые цветные пятна.

Хингстон [265] сообщает о поразительном примере этого типа поведения, который он наблюдал в Британской Гвиане. Он нашел на низком дереве большую семью гусениц, принадлежащих к роду *Isognathus,* многие представители которого почти не имеют соперников в отношении заметности окраски даже в тропиках. Вид, наблюдавшийся им, имел красные головной и хвостовой концы и покрытое белыми и черными полосами тело, с длинным, гибким, бичевидным «хвостом» черного цвета. Хингстон пишет: «Они имели обыкновение отдыхать компактной массой, собираясь по дюжине и более на одном листе. Они располагались

параллельно друг другу, цричем у всех гусениц головные концы были направлены в одну сторону, а хвостовые, соответственно,— в другую. Создавалось впечатление военного равнения по рядам».

Мосс описал стадные инстинкты у некоторых апосематических гусениц бражников, наблюдавшихся им в Пара́, а именно у *Pro-toparce albiplaga,* имеющих голубовато-белый основной цвет с ярким черно-желтым рисунком. Показательно, как указывает Мосс, что стадные инстинкты у бражников, во всяком случае в этой области, весьма редки, и среди 47 из}ченных им в Пара́ видов

Рис. 47. Гусеница бражника *Pseudosphinx tetrio* как пример предостерегающей окраски.

стадным видом был лишь еще один вид — *Pseudosphinx tetrio* (рис. 47), гусеницы которого чрезвычайно заметны: это огромные черные существа с желтыми кольцами и красной головой.

В качестве другого примера, из иной группынасекомых, можно указать, что нимфы красивого прямокрылого *Zoniopoda tarsata* с Лаплаты отличаются своими стадными инстинктами и апосематическим поведением, живо описанным Гудсоном [2761. Взрослое насекомое окрашено критически в бурый и зеленый цвета, живет скрытно, одиночно и осторожно по инстинктам. В полную противоположность этому, «молодые насекомые интенсивно черного цвета, как бы вырезаны из агата или черного дерева, и обладают стадными инстинктами, живя скоплениями от 40—50 до 300—400 особей*. Они располагаются так тесно, что тела их постоянно соприкасаются. Скопляясь на верхушках трав, которыми они питаются, нимфы чрезвычайно заметны. Более того, Гудсон говорит, что, меняя место питания, они неторопливо переползают широкие дороги и открытые пространства, лишенные травы, где «они издали выглядят, как кусок черного бархата, лежащий на'земле*. И все же, хотя они так явно выставляют себя и, кажется, провоцируют нападение, этот автор никогда не видел, чтобы птицы нападали на эти черные скопления, одно из которых он наблюдал много дней подряд и притом в местах, где изобиловали кассики, тиранпы, иук>шки-гуйры и другие́ виды птиц, охотящихся за прямокрылыми.

Еще более замечательны инстинкты стадного отдыха у бабочек, так как они совершенно не зависят от способов питания и размножения. Многочисленные наблюдения, собранные и рассмотренные Паультоном [5191, показывают, что некоторые апосематические представители *Danainae, Heliconinae* и *Acraeinae* инстинктивно отыскивают мертвые или безлистные ветви, на которых я отдыхают ночью, образуя покоящиеся скопления из множества тесно скученных особей. Джонс в результате тщательного изучения *Heliconius charithonia* во Флориде приходит к выводу, что групповой отдых не связан со спариванием, точно так же как он, очевидно, не связан и с питанием: «Если *Heliconius* защищен неприятным запахом или вкусом, о которых предупреждаются его дневные враги яркими, хорошо различимыми цветами и рисунками, то ночью, когда эти предупреждения не столь заметны, его защищенность усиливается тесной близостью больших количеств особей. В этих условиях они легко узнаются по форме, окраске или запаху как одинаковые и несъедобные; таким образом поранение или гибель одной особи мог}т способствовать сохранению многих». Поучительно, что j этого же вида наблюдался тот же стадный инстинкт отдыха и днем, в пасмурную погоду.

Многие *Danainae,*например *Danaida plexippus,* обладают сходными инстинктами стадного отдыха. Говоря о *Heliconinae* и *Danainae,* Паультон заключает: «... мы видим странный факт, что виды двух несъедобных групп—данаины среди более специализованных нимфалид и геликонины среди менее специализованных—проявляют одинаковые инстинкты стадного отдыха, сочетающиеся с инстинктами отыскивания мертвых или обнаженных ветвей. Можно предположить, что сходство в поведении двух групп развилось независимо в ответ на одинаковую потребность — потребность усиленной предупреждающей демонстрации во время периодов отдыха, очевидно не меньшую, чем в периоды активности, когда окраска выявляется благодаря поведению, полету и т."д. Эта гипотеза дает разумное истолкование фактам, которые иначе необъяснимы при настоящем состоянии наших знаний».

Наконец, Карпентер показал, что многие имеющие отвратительный вкус виды *Acraea* в Португальской Восточной Африке также усиливают свои предупреждающие свойства путем образования скоплений для сна.

Если заметность и легкое распознавание врагами являются жизненно важным фактором в существовании различных «защищенных» видов, то следует ожидать, что инстинкт стадного питания и отдыха будет особенно благоприятствовать молодым и относительно мелким насекомым. И примечательно, что этот способ предупреждения в подобных случаях действительно часто имеет место. Мы уже отмечали скопления нимф африканского *Zonocerus elegans* и южноамериканской *Zoniopoda tarsata.* В своем обращении к Британскому энтомологическому обществу в 1934 г. Паультон приводит сходный случай, описанный Джонсом. Североамериканская *Rhomalea microptera* — крупное, неуклюжее, ярко окра-

шенное саранчевое, которое неспособно к полету и в случае тревоги защищается выделением неприятных секретов, сопровождая это свистящим звуком. На ранних стадиях «оно обладает инстинктом на время питания и отдыха скопляться массами, увеличивая таким образ-ом свою заметность, пока особи еще малы* [525].

Теперь, прежде чем закончить рассмотрение этой стороны вопроса о предостерегающей окраске, я должен привести крайне интересный пример из систематически очень далекого класса животных. В интересной работе, насыщенной оригинальными полевыми наблюдениями, Мортенсен [417] описывает случай маленькой апосематической рыбки из семейства сомовых, поведение которой хорошо иллюстрирует этот принцип: «На коралловом рифе у острова Санта-Крус около Замбоанга мое внимание было привлечено очень заметным черным предметом, двигающимся в мелкой воде. Подойдя ближе, я увидел, что это была масса маленьких черных рыбок с двумя продольными белыми полосами на спине. Они плыли очень близко друг к другу, образуя как бы большой шар. Благодаря постоянному движению рыбок шар как бы катился над кораллами, весьма резко бросаясь в глаза. Было очень легко выловить почти всех рыб одним взмахом сачка. Чтобы сохранить несколько экземпляров, я начал вынимать их рукой из сачка. Первая же рыбка, которую я тронул, вцепилась мне в палец, вызвав чрезвычайно острую боль. При попытке отделаться от нее, она впилась в другие пальцы. Это было чрезвычайно болезненно, и боль длилась еще долго после того, как мне удалось ее оторвать. После такого опыта я, конечно, избегал трогать этих рыб, и когда мне удалось зафиксировать несколько из них, я старался не иметь больше дела с этими черными катящимся шарами». Мортенсен склоняется к следующему объяснению значения этого стадного инстинкта. «В силу малых размеров рыбы окраска, хотя и очень заметная сама по себе, едва ли могла бы играть предостерегающую роль». Он описывает этот вид, известный в науке под именем *Plotosus angmllaris,* как «плавающий сотнями» и высказывает мнение, что ни одна хищная рыба, птица или другой возможный враг, включая человека, никогда не захочет притронуться к ним более одного раза.

Интересна отметить, что некоторые апосематические рыбы, принадлежащие к совершенно неродственному семейству *Diodontidae,* независимо выработали такое же обыкновение собираться в стаи для совместной взаимной защиты (см. гл. 12).

СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ АПОСЕМАТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Вышеыы коснулись местообитаний и характера активности апосематических животных. Третьим существенным моментом является *время* активности: суточной и сезонной. Мы видели, что многие критические насекомые и другие животные либо прячутся, либо неподвижно сидят в особой криптической позе днем, то есть во время наибольшей активности хищников, выходя за пищей лишь под дружественным покровом темноты. Но если яркая окраска действительно имеет предостерегающее значение, нам следует ожидать, логически рассуждая, что носители этой окраски, в отличие от родственных критических видов, будут активны при дневном свете, то есть тогда, когда их окраска может быть замечена потенциальными врагами. Исследования показывают, что обычно так оно и есть на самом деле. Этот факт прекрасно иллюстрируется некоторыми семействами равнокрылых хоботных. Большинство *Cicadidae* криптично по окраске и ведет ночной образ жизни. Является ли простым совпадением, что великолепно окрашенная! *Huechys sanguined* из Малайи, одетая в черный и алый цвета, ведет дневной образ жизни и в отличие от других видов открыто летает среди кустов при ярком дневном свете [7]? Сходным образом, среди *Membracidae* предостерегающая окраска составляет исключение, причем большинство видов имеют бурую или зеленую окраску и более или менее криптичны по внешности и образу жизни, а некоторые из них очень специализованы в отношении маскировки, напоминая такие предметы, как семена, шипы, вздутия коры, прилистники или почки, и имитируя их. Является ли совпадением, что, как указала Бриндли, несколько заметных видов этого семейства, встречающихся в Британской Гвиане, например *Darnis partita* и *Heteronotus armatus,* питаются открыто на незащищенных местах? Последний, с его черно-желтым маскировочным выростом на переднеспинке, по окраске и поведению напоминает осу, будучи активным и подвижным, посещая открытые солнечные места, легко взлетая и издавая при полете громкое жужжание [232].

Среди бабочек мы встречаем сходное положение вещей в разных семействах. Укажем лишь один пример: бражники *(Sphingidae)*— • типичные ночные насекомые, с чрезвычайно резко выраженными критическими инстинктами и внешностью. Но некоторые представители этой группы, например шмелевидные бражники *(Hemaris fuciformis* и *H. tityus),* сильно отличаются от типа семейства, более или менее близко напоминая представителей дневных, очень заметных жалящих перепончатокрылых. Эти миметические виды отличаются от других видов своей гр\ппы и напоминают представителей совершенно иного отряда не только своей заметной внешностью, но и дневным образом жизни. Здесь, конечно, мы видим пример настоящей мимикрии, но в настоящее время нас интересует не эта сторона вопроса; я хочу подчеркнуть лишь то, что заметная внешность, как предостерегающая (апосематпческая) у перепончатокрылых моделей, так и ложнопредостере-

гающая (псевдоапосематическая) у бабочек-подражателей, сочетается с дневной активностью.

Это положение очень ярко подтверждается на примере бесхвостых амфибий. Как правило, лягушки, жабы и квакши более или менее криптичны как по внешности, так и по образу жизни и склонны к сумеречному или ночному образу жизни. Поэтому примечательно, что в ряде семейств виды с наиболее заметной наружностью, как *Atelopus stelzneri, Phrynomantis bifasciata,* пятнистая древесница {*Dendrobates tinctorius)* и *Hyperolius marmoratus,* ведут дневной образ жизни и открыто выставляют свои красные, черные и желтые цвета для обозрения дневных хищников. Много сходных примеров среди ящериц, гусениц, бабочек, к\знечиков и других животных.

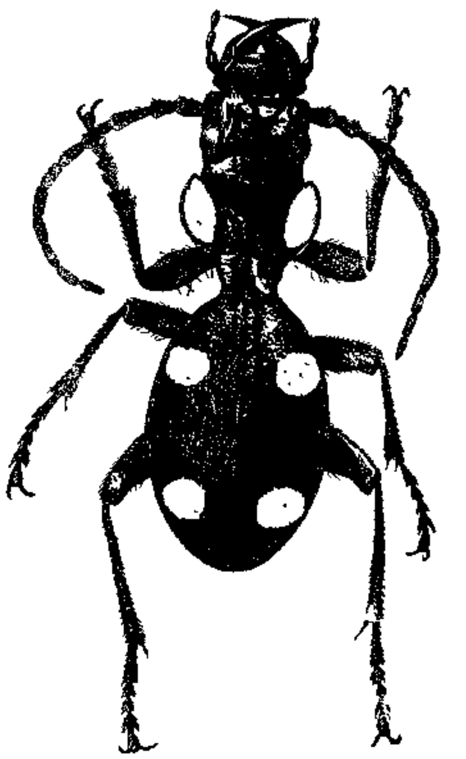


Рис. 48. Жужелица *Anthia sexguttata.*

Сходная связь между апосематической окраской и дневным образом жизни (в противоположность криптической окраске и ночному образу жизни) обнаруживается у некоторых хвостатых амфибий, как показывает, например, сравнительное исследование защитных окрасок у калифорнийской саламандры *Batrachoseps attenuatus,* орегонской саламандры *Pletkodon oregonensis* и калифорнийского желтобрюхого тритона *Diemyctylus torosus,* произведенное Хеббардом [274]. На одном конце ряда мы находим калифорнийскую саламандру *B. attenuatus,* выделяющую относительно мало ядовитого секрета и жадно поедаемую змеями; этот вид ведет ночной образ жизни, никогда не встречаясь в дневное время, которое он проводит спрятавшись под ветвями и сгнившей листвой. С другой стороны, калифорнийский желтобрюхий тритон *D. torosus* обладает крупными и многочисленными кожными железами, обильно вырабатывающими защитный секрет. Эта саламандра крайне неприятна на вкус и хорошо защищена от

змей, которые, невидимому, никогда ее не едят; примечательно, что это животное, окрашенное в яркие тона (буровато-черный верх и красновато-оранжевые бока туловища, хвост и ноги), ведет, в противоположность предыдущему виду, дневной образ жизни.

Имеются, конечно, и исключения, в особенности среди семейства куньих (например, скунс, зорилла, теледу и другие); но здесь сумеречный образ жизни обусловлен не хищниками, а добычей, потому что эти животные сами выходят питаться ночными насекомыми, червями и другими мелкими существами, которых днем труднее найти. Более того, примечательно, что примесь белого цвета, типичная для окраски этих животных, как раз и является наиболее заметной в условиях слабого освещения. Таким образом, эти кажущиеся исключения на самом деле лишь подтверждают общее правило наличия связи между предостерегающей окраской и временем, когда показываются ее обладатели. Аналогичный пример среди насекомых — некоторые крупные, малосъедобные ночные жуки с заметными белыми пятнами на спинах, которые обнаруживают в темноте их присутствие. Чрезвычайно заметная окраска крупных жужелиц, например *Anthia sexguttata* (рис. 48), служить чрезвычайно действенным предупреждением и днем и после наступления темноты.

Что касается сезонной активности, то Паультон много лет назад обратил внимание на то, что апосематические насекомые редки в зимние месяцы или в сухие сезоны в странах с резко выраженными сезонными дождями. В Англии предупреждающие окраски редко можно видеть зимой, когда осы, божьи коровки , и другие ярко окрашенные насекомые ищут укрытия среди опавших листьев или под корой. Паультон [506] высказал интересное предположение, что их исчезновение зимой вызвано скорее необходимостью спрятаться на то время, когда насекомоядные животные остро нуждаются в пище, чем необходимостью укрытия от холода; эта точка зрения подтверждается фактом исчезновения таких насекомых, как божьи коровки, ранней осенью, когда уменьшается число насекомых, доступных для птиц, но еще не наступают холода. Сходное сезонное исчезновение апосематических видов было описано Бриндли (см. [232]) на примере некоторых очень заметных клопов *(Nematopus Indus* и *Brachystethus cribrum),* которые появляются в особенно больших количествах после дождей.

Поэтому есть основания предполагать, что эти и им подобные сезонные изменения относительного обилия апосематических насекомых в сравнении с другими насекомыми связаны с напряженностью борьбы за жизнь в критические периоды недостатка пищи. Эта мысль открывает интересное поле для дальнейшей и более подробной экологической работы как в тропиках, так и в любом другом месте и по отношению не только к насекомым, но и к другим группам животных.

Глава 12

ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩИЕДЕМОНСТРАЦИИ

В нашем обзоре способов, которыми разные апосематические животные демонстрируют себя врагам, мы до сих пор рассматривали предостерегающее действие постоянных пигментов и рис} нков; иными словами, мы рассматривали механизм предупреждения, не связанный с какой-либо особой реакцией или особым поведением его обладателя. Такое предостережение всегда видно каждом)-, к кому оно может относиться.

В противоположность этому постоянному действию, у представителей многих различных групп животных независимо друг от др>га развились для целей предупреждения или обмана более или менее сложные и часто исключительно интересные приспособления, действие которых временно. Приспособления эти пускаются в ход в определенное время, при особых обстоятельствах, например, когда его обладатель находится в опасности, сражается или ухаживает. Если постоянный предостерегающий сигнал огненной саламандры *(Salamandra maculosa)* или гусеницы медведицы *Hypocnta /acobaeae* можно сравнить с предостерегающим дорожным знаком «тихий ход—впереди магистраль», то временную демонстрацию краснобрюхой жерлянки *(Bombinator igneu<s)* или гусеницы гарпии *(Centra vinula)* можно сравнить с зе хеным дорожным сигна юм «путь свободен», в случае необходимости превращающимся в красный сигнал «стоп».

Демонстрация может иметь разные функции *у* рэ-шых животных или несколько функций у одного и того же животного в разное время; она может служить и предостережением,pиспользоваться для обмана или угрозы; выражать половое влечение или представлять собой опознавательный знак. Поскольку я в этой работе ограничил себя межвидовыми отношениями животных, оставив в стороне внутривидовые, нам предстоит рассмотреть здесь демонстрации лишь постольку, поскольку они адресованы врагам-хищникам.

Интересно подметить здесь аналогию между апосематическими и критическими животными, потому что у последних, как и у первых, *специализованные реакции и спеииализованное поведение ча^то связаны с приспособительным типом окраски.* В каждой категории явлений реакция связана с *изменением внешности,* которое повышает эффективность приспособления, в каждой категории явлений реакция наблюдается только в особые периоды опасности или угрозы, т. е. при приближении врага. Но природа

и ф}нкция самого изменения в обоих сллчаях диаметрально противоположны, ибо в одном сл\чае налицо предостерегающие действия (демонстрация окрасок, движения, зв^ки, запахи и т. д.), а в др;гом--критическая реакция (маскирующие позы, неподвижность, безмолвность, «мнимая смерть» и т. д.). В качестве примера таких противоположных, но сравнимых типов реакции нам достаточно рассмотреть поведение дикобраза и белонога, когда их преслед}ет противник. Первый прекрасно использует своп предупреждающие возможности — он топает ногами и визжит, ст\чит иглами и издает резкий запах. Второй не менее замечательно использует свой аппарат маскировки, становясь неподвижным и безмолвным и принимая критическую позу, так что он совершенно исчезает среди ландшафта.

Наконец, мы должны помнить, что устрашающие средства демонстрации развиты \ многих животных, не могущих подкрепить предупреждение действительной защитой. Такие животные скорее пытаются обман}ть, чем испугать врага. Эти случаи относятся к явлениям бэтсовской мимикрии, или ложной предостерегающей окраски, когда данное животное маскируется предостерегающим одеянием, хотя и не располагает оборонительными средствами того животного, наряд которого оно надевает. К этой важной разновидности приспособительной окраски мы вернемся позднее.

ДЕМОНСТРАЦИЯ ПУТЕМ УВЕЛИЧЕНИЯ РАЗМЕРОВ

Важный элемент демонстрации, развившийся независимо у животных, принадлежащих к очень отдаленным др}г от др}га группам,— это способность внезапно увеличивать свои размеры. Это j-величение может быть действительным, например у ядовитых иглобрюхов *(Tetrodontidae),* которые раздувают свое тело, пока оно не превращается в шар (рис. 49); или только кажущимся, например, когда *у* павиана встают дыбом волосы гривы; иногда оно создается сочетанием физического и психологического элементов, когда, например, хамелеон надувает свое тело воздухом и поворачивает его к врагу так, чтобы показать ему наибольшую поверхность, и когда действительное увеличение размеров усиливается кажущимся увеличением, зависящим от определенного положения по отношению к врагу.

Мы можем теперь вкратце разобрать эти две категории явлений и показать, каким образом достигается изменение объема или впечатление такого изменения. Действительное увеличение тела достигается у многих животных путем растяжения легких или пищеварительного тракта воздухом и водой. Известнейшие примеры этого — ярко окрашенные иглобрюхи *(Tetrodontidae)* и родственные им двузубы *(Diodontidae).* Первые защищены чрезвычайной ядовитостью своего тела, вторые— почти сплошным шипо-

ватым панцырем. Буд>чи раздражены, представители обоих семейств разд}ваются, пока не станут шарообразными, а кожа не натянется до предела. Среди пресмыкающихся такое же явление наблюдается у некоторых ящериц. Так, хамелеоны *(Chamaeleontidae)* обладают замечательной способностью разд}вать свое тело. Некоторые ящерицы из сем. игуан тоже отщгивают врага

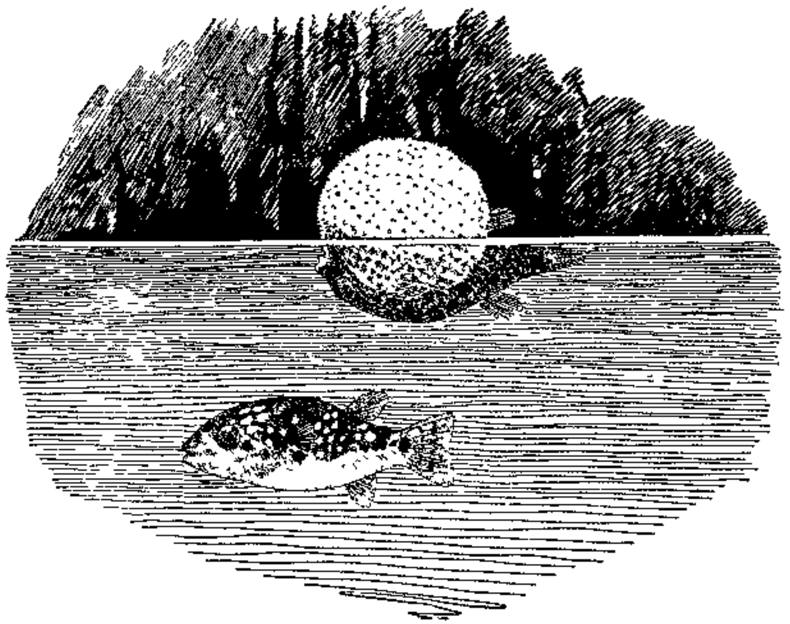


Рис. 49. Иглобрюх *Tetrodon fluviatilis* в нормальном и раздутом состоянии.

этим способом. Например, Брайант [65] пишет о жабовидной ящерице *Phrynosoma blainvillei:* «Ящерица, разозленная собакой, вся ощетинивается, подымая крупные чешуи на спине, открывает рот и издает свистящий звук, быстро выпуская воздух из легких. В это время она высоко подымается на ногах и раздувается почти вдвое против своей нормальной величины». Среди змей настоящее раздувание всего тела (в отличие от местного расширения капюшона или горла) наблюдается у африканского *Dispholidus typus,* способного раздувать трахеи и легкие, «пока он не будет выглядеть, как громадная колбаса» [19].

Это же средство используется лягушками и жабами, принадлежащими к нескольким семействам: настоящих лягушек, жаб, короткоголовых лягушек и др. Так, южноамериканская рогатая жаба *{Ceratophrys cornnta),* будучи раздражена, раздевает свое

тело до огромных размеров, испуская в то же время отрывистые протестующие крики. Тот же инстинкт высоко развит у другого южноамериканского вида, ядовитой гигантской жабы *(Bufo marinus),* легкие которой могут растягиваться так, что раздутые бока придают животному дискообразною форму. Аннандаль описал сходное поведение жабы *Callula pulchra* из Сиама, у которой тело разд}вается настолько сильно, что становится почти шаровидным; эффект усиливается появлением на спине двух широких желтых полос, которые обычно скрыты под складками чрезвычайно морщинистой кожи [7]. Здесь следует упомянуть также об общеизвестном взъерошивании шерсти и нахохливании перьев, посредством которых многие млекопитающие и птицы внезапно и резко увеличивают свой объем для отпугивания возможного агрессора.

В качестве последнего примера подобного механизма я должен привести замечательный случай, когда защита достигается не увеличением размеров одной особи, а соединением многих особей в плотное и почти неприступное целое. Норман [446] приводит наблюдение Биба, который указывает, что мелкие двузубы, когда им угрожает крупный сарган, собираются вместе, «принимая вид одной крупной круглой и колючей рыбы». В этом случае именно объединение защищало рыбок, ибо, если случайно одна особь отделялась от общей массы, она немедленно пожиралась.

Перед тем как покончить с этой категорией предупреждающих или угрожающих демонстраций, я должен привлечь внимание к двум вопросам, касающимся их общей функции и значения. Во-первых, нет сомнений относительно значения этих ощетиниваний и раздуваний: наблюдения в природе и лаборатории показывают, что это — оборонительная реакция против нападений врагов. Во-вторых, нужно сказать несколько слов для объяснения функции этой реакции. До сих пор, рассматривая вопрос, я проводил различие между действенными защитными приспособлениями и связанной с ними демонстрацией со стороны апосематических животных. Первые действуют как физический фактор отражения атаки, а вторая — как психологический фактор ее предотвращения. Но это различие не может быть проведено в случае явления раздувания, так как здесь часто в одном действии сочетаются и оборона и демонстрация. Эта реакция создает для потенциального хищника как физический барьер, так и психологическое препятствие.

МНИМОЕ УВЕЛИЧЕНИЕ ОБЪЕМА

В тех случаях когда приспособительное увеличение объема является только кажущимся, мы встречаем лишь предостерегающую или угрожающую позу, непосредственно не связанную с

несъедобностью. Однако у некоторых животных встречается промежуточное положение, когда оптический эффект обусловлен приподыманием таких образований, как шипы, чешуя или перья. Что такое мнимое увеличение размеров тела может очень успешно предотвращать нападение (даже в тех случаях, когда подобная демонстрация —чистейший обман), будет показано дальше. Здесь мы займемся лишь механизмом и функцией этого приспособления, а не доказательствами его действенности.

В некоторых случаях предостерегающее действие заключается в приподымании покровных образований, имеющихся на всей поверхности тела, — волос, шипов, игл, перьев. Например, волки, собаки, шакалы, виверры и другие хищные подымают волосы на теле и кажутся поэтому увеличившимися. Кошки взъерошивают шерсть и усиливают впечатление увеличения размеров, выгибая спину. О мангустах Хингстон пишет : «Встречаясь со змеей, мангуст раздувается вдвое против нормальной величины, и его хвост взъерошивается, как огромная щетка». Сходного эффекта достигают дикобразы и ежи, подымая иглы. У птиц такой же результат достигается нахохливанием перьев, как это наблюдается при угрожающих позах индюков, какаду, сов и многих других. У многих ящериц, например у *Phrynosoma,* раздувание тела вызывает частичное приподымание чешуи, что дополняет угрожающее действие.

К несколько иной категории относится подымание или раздувание специализованных местных образований: грив, хохлов, капюшонов, зобов, плавников или конечностей. Хотя трудно него разграничить эту вторую категорию случаев от первой, она, как правило, характеризуется одной важной чертой. Специальные эбразования, упомянутые здесь, обладают тем свойством, что три раздувании они оказываются лежащими более или менее з одной плоскости. Эта плоскость расширения может находиться ю отношению к оси тела в одном из следующих трех положений: з поперечном, как в случае воротника австралийской плащеносной пщерицы *(Chlamydosaurus kingii)* (рис. 52); в горизонтальном, как з случае клобука черношейной кобры *(Na/'a nigricollis),* или в вертикальном, как в случае раздувания шеи древесной змеи :-{иртланда *(Thelothornis kirtlandii).* Но для получения максимальюго эффекта простого раздувания воротника, клобука или зоба щдостаточно: расширенная поверхность должна быть обращена ! сторону нападающего врага. Поэтому чрезвычайно интересно, [то обычно демонстрации этого рода действительно подкрепгяются принятием соответствующей позы; приспособительное ;троение сочетается с приспособительным поведением. Более того, шетинкт обращать к врагу наибольшую поверхность тела встре[ается у столь различных животных, как ящерицы и львы, павианы и попугаи, хамелеоны и саранчевые,— поразительный факт,

сам по себе подтверждающий значение демонстраций. Как мы увидим ниже, наблюдения подтверждают взгляд, что эти позы в самом деле имеют отпугивающее значение, и их действенность проверена на практике.

Это прекрасно иллюстрируется на примерах лопастеносного хамелеона *(Chamaeleon dilepis)* и гигантской жабы (Да/о *marinus),* за поведением которых я наблюдал в долинах Замбези и Амазонки. Хамелеон при приближении соперника или врага невероятно раздувает свои легкие так, что кажется, вот-вот его тело лопнет. В то же время выставляется желтая горловая область и поднимается одна или обе затылочные лопасти. Во время этого превращения животное наклоняет свое тело так, чтобы обратить его к противнику самой широкой поверхностью. Если такая поза демонстрируется сопернику, находящемуся на ветке наверху, тело иногда изворачивается так, что наклон становится почти горизонтальным. В такой позе, с предельно раздутыми легкими и грудью и поднятыми затылочными лопастями, хамелеон, несомненно, имеет при взгляде сверху гораздо более страшный и пугающий вид, чем при нормальной вертикальной позе.

У гигантской жабы такой же результат достигается другим путем. Это животное, будучи обеспокоено, распластывается и сильно раздувает тело. Подобно хамелеону, она также наклоняет тело к врагу, хотя здесь, поскольку тело имеет приплюснутую форму, выставляется не бок, а спина, и жаба принимает очень комичную позу (рис. 50), тесно прижав ближайший к врагу бок к земле и вытянув противоположные переднюю и заднюю ноги так, чтобы повернуть тело под определенным углом. Чтобы проверить эту реакцию, которая проделывается очень обдуманно и целеустремленно, я несколько раз обходил жабу и подходил к ней с противоположных сторон, причем, подобно маленькому судну, тяжело колышащемуся на океанских волнах, тело жабы наклонялось в другую сторону, чтобы снова обратиться под нужным углом к наблюдателю. Это поведение —• любопытный пример сходных инстинктов, развившихся независимо у неродственных животных для одних и тех же целей, а именно, в данном случае для отпугивания врага путем увеличения размеров, увеличения, которое отчасти реально, отчасти зависит от оптической иллюзии. Подобные явления наблюдаются у столь неродственных животных, как вонючки и прямокрылые, у которых определенный наклон тела связан скорее с выставлением ярких цветных пятен, чем с мнимым увеличением размеров. Нужно отметить также, что, как это часто наблюдается в отношении приспособительных явлений, почти идентичные приспособления развились независимо в разных группах. Среди змей, например, расширение шейной области может быть горизонтальным, как у крючконосой змеи *(ffeterodon)* и кобр *(Naia);* или вертикальным,

как у мамбы *(Dendraspis)* и древесной змеи Киртланда *(Thelotornis)*.

Среди насекомых подобные явления наблюдаются в устрашающем поведении богомола *Idolum diabolieum,* описанном Карпентером [79]. В покое это насекомое чрезвычайно криптично. Однако, будучи потревожено, оно принимает угрожающую позу,

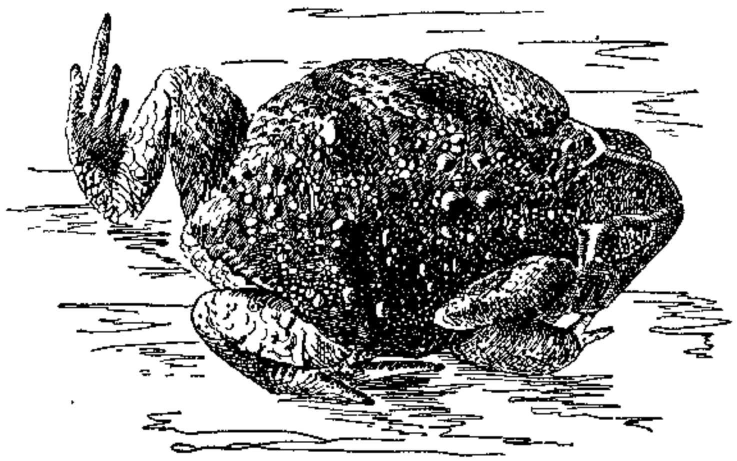


Рис. 50. Предостерегающая демонстрация путем раздувания тела и его приспособительной ориентации у гигантской жабы *(Bufo marinus)*.

причем тело подымается и передние ноги вытягиваются так, что выставляется большая и очень заметная поверхность сильно расширенных тазиков (обычно тазики находятся в вертикальном положении, а их яркие, контрастно окрашенные поверхности обращены внутрь). Чтобы создать это поразительное изменение внешности, тазики поворачиваются под прямым углом и таким образом оказываются полностью обращенными к врагу. В этом положении насекомое постоянно поворачивается так, чтобы выставляемые напоказ поверхности были обращены прямо к противнику. Сходные движения делает и другой богомол, *Pseudocreobotr.a wahlbergi.* Чрезвычайно интересно что совершенно сходные инстинкты приспособительных поз составляют существенную часть криптического поведения птиц, например выпи, которая, как известно, поворачивается к противнику так, чтобы выставить покровительственно окрашенные участки тела. В этих случаях движения по существу одинаковы, но их функция и результат различны: в одном случае они служат для выставления себя напоказ, а в другом —для маскировки.

Пугающие позы такого рода широко распространены в животном царстве. Среди птиц обычны демонстрации посредством развертывания оперения, столь же различные, как и виды, которые к ним прибегают. Хотя в общем эти демонстрации связаны с соперничеством самцов, ухаживанием или сигнализацией, но во многих случаях они используются и для отпугивания врагов. Поразительный пример этого рода представляет синелобый амазонский попугай *(Amazona aestiva).* Будучи встревожена или находясь в опасности, эта красивая птица наклоняет тело горизонтально вперед, частично развертывает крылья в горизонтальной плоскости и широко разворачивает веером хвост, в то же время подымая свой кобальтово-синий хохол и зеленый воротник. Такая поза приводит к демонстрации ярких красных участков на крыльях и хвосте, которые обычно скрыты покровительственным зеленым оперением. Одновременно в этом возбужденном состоянии птица начинает дрожать, так что перья, подобно иглам дикобраза, трясутся и издают шуршащий звук, зрачок сокращается, а радужина принимает оранжевый или красный цвет — признак злобы или страха; наконец, когда демонстрация достигает максимума, птица испускает отрывистый высокий предупреждающий крик, несколько напоминающий радиосигнал проверки времени.

ВНЕЗАПНОЕ ВЫСТАВЛЕНИЕ ЯРКОЙ ОКРАСКИ

При предостерегающих или угрожающих демонстрациях различных животных важным элементом — отличным от локального увеличения размеров тела, хотя часто и сочетающимся с ним,— является внезапное выставление ярко окрашенных участков тела, обычно скрытых от взгляда. Функционально этот элемент механизма демонстрации крайне интересен. Он делает возможным сочетание у одного и того же животного покровительственной и бросающейся в глаза окрасок; если покровительственная окраска не убережет от обнаружения, то предостерегающая окраска или ложная демонстрация может все же предупредить нападение. Он иллюстрирует принцип «конфликта окрасок», подробно рассмотренный в интересной работе Хингстона «Значение окраски и украшений животных» [266]. Кроме того, внезапное появление окраски, до того скрытой, само по себе вносит новый тревожный фактор, оказывающий психологическое действие независимо от простой демонстрации. Каковы на самом деле действие внезапного выставления ярких окрасок и реакция на это разных хищников, еще не ясно; это почти незатронутая область для будущих исследований. Однако уже имеющиеся прямые данные (помимо косвенных Доказательств) подтверждают его ценность в качестве средства защиты.

Я в этой книге часто обращал внимание, касаясь различных типов приспособительной окраски, на знаменательный факт, что те же или сходные цели часто достигаются совсем разными способами у разных животных. Интересно проследить некоторые способы такого внезапного изменения внешности.

Выставление брюшной поверхности. Некоторые животные, обладающие локальной яркой окраской нижних частей тела, имеют замечательное обыкновение при крайней опасности переворачиваться на спину или каким-либо другим образом показывать свою брюшную сторону. Этот инстинкт, который встречается независимо у животных из столь далеких друг от друга групп, как змеи и амфибии, пауки и гусеницы, и который пускается в ход только при особых обстоятельствах, для того чтобы показать особенно заметные участки тела, может преследовать лишь одну цель — отпугивание врага. Крючконосая змея *[Heterodon platyrhinust)* в случае, если шипение, разевание рта и раздевание тела не помогают, переворачивается на спину и лежит неподвижно, как мертвая, показывая черные отметины на брюшной поверхности. Барбур указывает, что если змею перевернуть на брюхо, то она снова переворачивается на спину. Краснобрюхая жерлянка *{Bombinator igneus)* и американская жаба *{Bufo americanus)* обнаруживают тот же инстинкт демонстрации брюшной поверхности, и у обеих предостерегающие цвета находятся на нижних частях тела. В других случаях демонстрация заметных нижних частей достигается вертикальным приподыманием тела перед врагом. Так делают многие змеи, принадлежащие к разным группам. В этих случаях животное поднимается перед врагом и показывает свои брюшные щитки, окраска которых принадлежит к типу, столь широко связанному с предостерегающими демонстрациями, — они черные у черношейной кобры *{Naia nigricolhs),* черные и белые у плюющей кобры *(Sepedon haemaehates),* синевато белые с б летящим красным рисунком у *Coluber couperi,* черные у полосатого полоза *{Coluber qnadnline atus)* желтые или красные с черными пятнами у *Macroprotodon cucullatus,* красные и оранжевые с черными пятнами у полоза *Zamensis hippocrepis,* красные с черными пятнами у полоза *Zamensis asianus.* Среди млекопитающих по существ} тот же механизм наблюдается у перевязки *(PuШ ins sarmatims).* У этого зверька яркая окраска тоже находится на брюхе, имеющем блестящий черный цвет, и Хингстоя [266 J, ссылаясь на данные Яте, указывает что перевязка «встречает нападение человека или собаки, подымаясь на задние лапы» и показывая таким образом врагу предостерегающею поверхность.

У некоторых гусениц, например у бражника *Leucorhampha onatus,* внезапное подымание передней части тела и демонстрация брюшной поверхности *с.* ее устрашающими глазчатыми пятнами

составляет существенную часть обороны. Следующее описание поведения этого вида заимствовано из прекрасно иллюстрированной монографии Ыосса о бражниках Пара. Он пишет. «Гусеница эта — одно из самых замечательных существ, которых мне ьогда-либо приходилось видеть, сочетающее самым своеобразным и поразительным образом принципы защитного сходства и угрожающей мимикрии «под змею». Когда взрослая гусеница отдыхает, она прицепляется двумя парами ножек к стволу кормового растения и висит в вертикальном положении, производя впечатление сломанной веточки, покрытой тусклым кремово-белым лишайником. Своеобразный черный шахматный узор на спине, с постепенным усилением серого цвета на некоторых сегментах, дополняет обман. Это чудо, созданное эволюцией, оказывается, однако, превзойденным, когда, будучи обеспокоена, гусеница предпринимает новую попытку обмана, превращаясь в «змею». Хотя это удивительное превращение нужно увидеть своими глазами, чтобы полностью оценить его, можно вкратце объяснить, что этот эффект достигается благодаря тому, что гусеница переворачивается и выставляет свою брюшную сторону, >крашеннлю широкой лентой темного оливково-зеленого цвета, причем три передние пары ножек полностью втянуты и едва заметны. Грудные сегменты, которые вообще несколько расширены, сильно раздуваются в стороны; на четвертом сегменте открывается пара черных глазчатых пятен, до сих пор спрятанных и расположенных позади втянутых и совершенно незаметных ножек. «Щеки» кажутся украшенными желтыми чешуйками с черными краями. И обманчивое впечатление, что видишь просто шею и голов\ хоть и маленькой, но страшной змеи, доводится до предела упругим изгибом тела. Затем, как бы гипнотизируя, гусеница несколько секунд колеблется из стороны в сторону и лишь отпугнув врага, постепенно закрывает свои фальшивые глаза и вновь погружается в дневную дремоту» (рис. 51).

У ядовитого индийского паука *Poecilothena,* описанного Пококком [476], мы находим другой пример демонстрации заметной брюшной поверхности. У этого существа верхняя поверхность тела и ног окрашена в покровительственные бурые и серые тона, но снизу[7] тело шоколадно-бурое или черное, а ноги белые или лимонно-желтые и разрисованы черными полосами. Будучи потревожен, он подымается на задних ногах и размахивает в воздухе передними ногами и педипальпами, принимая позу, при которой апосематические поверхности выступают с наибольшим эффектом.

В этих и подобных случаях нужно отметить следующие существенные факты' во-первых, ярко окрашенные поверхности в обычное время скрыты и обращены к земле, во-вторых, угрожающая поза принимается лишь при особых обстоятельствах, т. е.

когда животное находится в опасности; в-третьих, эта поза связана с расположением ярко окрашенных участков поверхности тела, обеспечивает наиболее полную их демонстрацию перед врагом.

Выставление ярко окрашенных участков поверхности тела. Относительно простой аппарат демонстрации, достигающий своего высшего развития у некоторых бабочек и прямокрылых,

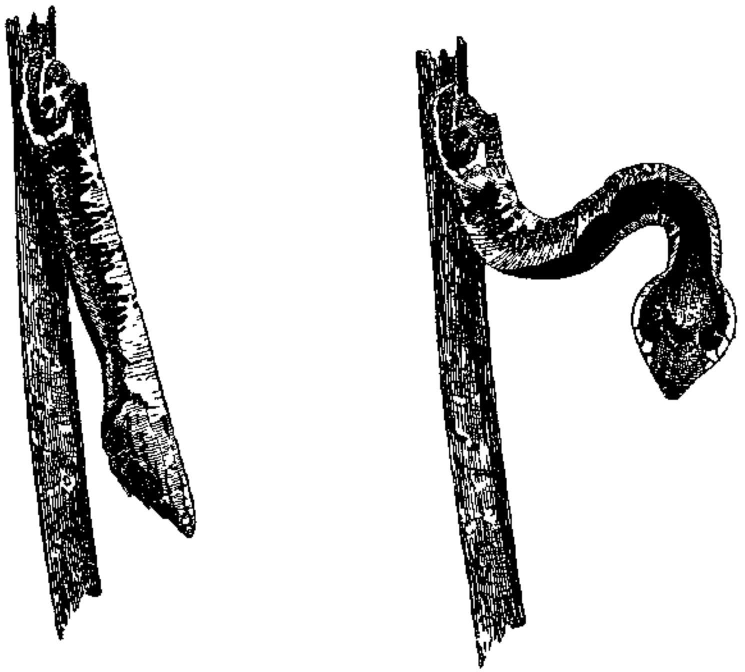


Рис. 51 Гусеница бражника *Leucorhampha ornatus*: 1 — криптическая поза покоя; 2 — «устрашающая поза». (По Моссу.)

заключается в открывании яркой поверхности, которая обычно скрыта за критическим маскирующим элементом. Например, по этому принципу происходят демонстрации у двух саранчевых, *Phymateus viridipes* из Африки и *Acndium violescens* с Цейлона, хотя в каждом случае детали механизма различны. Первое, раскрывая передние крылья, выставляет черный и малиновый цвета своих развернутых задних крыльев; второе, подымая заднюю ногу, выставляет ряд серых и черных глазков на боках брюшка. В третьем случае, у африканского богомола *Idolum diabolicurn,* предостережение производится посредством демонстрации расширенных тазиков передней ноги, несущих£пре-

достерегающие пигментные пятна, которые ясно выделяются на фоне грудных выступов, обычно прикрывающих ярко окрашенные места, когда это замечательное насекомое принимает свою нормальную крпптпческую позу. Тот же принцип иллюстрирует похожая на камешек нимфа североафриканской саранчи, в случае угрозы демонстрирующая яркожелтые внутренние поверхности бедер задних ног.

Инстинкт демонстрации предупреждающих окрасок развился независимо во многих семействах ночных бабочек. Пестрянка *Neurosymploca xanthosoma* подымает свои крылья так, что выставляет яркожелтое брюшко — демонстрация, которая в опытах Карпентера сразу заставила обезьяну оставить эту бабочку в покое [79]. У потревоженной белой волнянки *Arctornis producta* между краями крыльев выдвигается кончик брюшка, покрытый желтыми волосками [79]. Медведица *Rhodogastria leucoptera* расставляет крылья и вытягивает ноги так, чтобы открыть яркорозовое брюшко, в то же время выделяя из груди обильную едкую желтую жидкость [86]. Глазчатый бражник *(Smerinthus-ocellatus)* подымает передние крылья так, что демонстрирует глазчатые пятна на задних крыльях.

Растяжение складок **покрова.** Другой механизм заключается в основном в растягивании участков кожи, в складках которойг обычно спрятаны яркие предостерегающие знаки. В некоторых случаях сигнал предостережения просто скрыт в складчатой коже тела. Например, мы уже видели у сиамской жабы *Callula pulchra,* что при раздувании тела кожа растягивается и на спине выступают две широкие желтые полосы. Сходный случай среди ящериц представляет *Liolepis belliana.* Это животное носит бурое криптическое одеяние, но вдоль ее боков спрятан ряд пурпуровых полос, разделенных желтыми промежутками. Взяв ящерицу в руки, Аннандаль [7] обнаружил, что рассерженная ящерица так сплющивает тело, что пурпурные полосы выступают наружу. Более того, весьма интересно, что такой же механизм развился у некоторых насекомых, особенно среди гусениц. У *Leucorhampka, Chaerocampa* и других на этом принципе основан отпугивающий эффект, который вызывается внезапным появлением больших змеиных глаз на безобидно выглядевшем насекомом. Эти существа—настоящие волшебники. Аннандаль описал красивый пример — крупную гусеницу волнянки *(Lymantriidae).* Тело этой гусеницы покрыто светлыми лимонно-желтыми волосками; но между четвертым и пятым сегментами находится черная полоса «своеобразного бархатистого вида», тянущаяся поперек тела и окруженная «чем-то вроде белого венчика». Когда гусеница питается или ползет, полоса остается скрытой, но, будучи раздражено, насекомое «внезапно сгибало тело дугой» так, что

передний и задний концы сходились, а черная полоса на спине растягивалась и казалась похожей на зияющ}ю разинутую пасть, причем пучки волос спереди и сзади напоминали челюсти» [7].

Раскрывание веера. Сходный, хотя более сложный п спениялизованный механизм состоит в раскрывании определенных веерообразных структур, при расправлении складок которых обнаруживается предупреждающий сигнал.

Многие американские ящерицы рода *Anolis* обладают глоточными мешками, которые обычно незаметно сложены под горлом, но, развертываясь при демонстрации, обнаруживают самые яркие оттенки красного, желтого или синего цвета. Я наткнулся на один из этих древесных видов *{Anolis ortonii)* близ Обидоса, на нижней Амазонке. Ящерица, отдыхающая на покрытой лишайниками ветви, могла служить хорошим примером криптического сходства, причем ее пестрое серое одеяние хорошо гармонировало с окружающими ветками. Но когда я приблизился, чтобы •схватить ее, произошло превращение: молниеносно раскрылся горловой мешок, выставив красный, оранжевый и белый цвета, до этого спрятанные в его складках. Этот тип отпугивающего приспособления достигает наивысшего развития в воротнике плащеносной ящерицы *Chlamydosaurus kingii* (рис. 52), который представляет сложную структуру для отпугивания. Устрашающее действие внезапно развертываемого воротника еще более усиливается разинутой пастью и шипением — демонстрацией свирепости, которая в этом случае представляет чистейший блеф, так как если бегство возможно, то ящерица, высоко специализованный бегун, считая его наиболее надежным средством спасения, стремительно убегает на своих длинных задних ногах.

У некоторых рыб такую же роль выполняют плавники. Дофлейн (цитируется по Мортенсену [417]) наблюдал, что морские петухи *Trigla кити* и *Leptotrigla burgeri* внезапно распускают свои большие, великолепно окрашенные грудные плавники, отпугивая хищников и предупреждая их о своих ядовитых шипах. Очень сходный пример среди насекомых представляет саранчевое *Phymateus viridipes,* которое приподымает надкрылья и веерообразно расправляет яркие пурпуровые с черным крылья, что, как известно, успешно предотвращает нападение врагов (см. гл. 19).

В перечисленных случаях приспособления подобны бумажному вееру, рисунок которого виден лишь тогда, когда веер раскрыт. К этим приспособлениям близки другие, которые можно сравнить с веером из перьев: это демонстрация гребней, воротников, крыльев и хвостов различными птицами, в том числе цаплями, аистами, тетеревами, индюками, белоногами, попугаями, какаду, совами и многими др} гими. Мы не можем здесь

рассматривать подробнее эти случаи, но должны подчеркнуть, что такое поведение отнюдь не всегда связано только с соперничеством самцов или ухаживанием. Оно часто применяется против хищных врагов и поэтому должно рассматриваться как предостерэгающее (апосечатическое) или ложнопредостерегающее (псевдоапосематическое). Хорошо известно, например, отпугивающее поведение раненой цапли или попугая ара. Общеизвестна также тактика блефа, применяемая тетеревом, который,

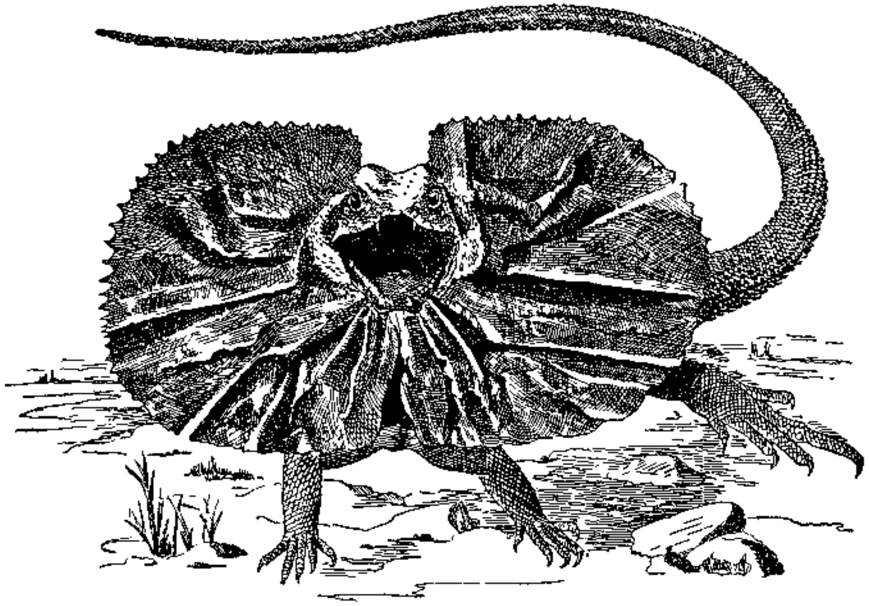


Рис 52 Предостерегающая демонстрация плащеносной ящерицы (*Chlamydosaurus kingii*).

завидев крадущуюся кошку, распускает и многократно вздергивает кверху свой хвост, одновременно издавая резкие тревожные крики. Сходная попытка обмана свойственна и ^доду, который при нападении сокола «раскрывает хохол в великолепный веер» (Хингстон).

Австралийский белоног *(Podargus)* тоже использует свои головные перья для демонстрации [555], но в этом случае веер подымается не в продольном, а в поперечном направлении, несколько напоминая позу л грозы австралийской плащеносной ящерицы *(Chlamydosaurus)*. Другие замечательные демонстрации, при которых крылья и хвост раскрываются веером, независимо развились у расписного бекаса, солнечной цапли, }шастой совы и некоторых других совершенно неродственных птиц.

Взъерошивание шерсти. Гексли недавно обратил внимание на весьма замечательный механизм демонстрации у грызуна (*Lophiomys ibeanus),* которая по общему эффекту, напоминает демонстрацию сиамской жабы *Callula pulchra,* хотя способы достижения этого эффекта в этих дв}х случаях совершенно различны. Будучи встревожен, этот грызун подымает волосы на спине и опускает их на боках, так что образуется широкая и четко ограниченная борозда, тянущаяся от уха до хвоста, то есть почти

Рис. 53. Предостерегающая демонстрация у грызуна *Lophiomys ibeanus.*

вдоль всего тела. Эта борозда может быть удлинена вперед и назад соответствующим наклоном шерсти в этих местах. Эффект обусловливается окраской волос и кожи — первые черны у основания и белы в дистальной части, тогда как вторая имеет темносерый цвет. Таким образом, на боках животного получается нечто вроде глубоких черных желобков более или менее окаймленных беловатой каймой (рис. 53).

К этой же категории относятся менее специализованные демонстрации североамериканского дикобраза *(Erethizon)* и южноамериканского древесного дикобраза *(Coёndu).* Они не трещат хвостом в отличие от *Hystrix,* но, будучи встревожены, подымают свои иглы, обнаруживая их основания, окрашенные в красный или белый цвет.

Растягивание покровов. К несколько иной категории относится внезапная демонстрация скрытых до того окрасок посредством растягивания покровов, как это наблюдается у некоторых змей. Иногда выставляемый пигмент находится на поверхности кожи между чешуями. Так, будучи раздражен, уж *Natrix stolata* уплощается и расширяет шею так, что выступает синий и красный рисунок, обычно скрытый между чешуями [266]; таким же способом индийская зеленая плетевидная змея *{Dryophis mycterizans)* показывает на передней части своего тела своеобразный черно-белый шахматный рисунок. Иногда же выставляемая окраска расположена на перекрываемых частях самих чешуй; эта окраска синяя у индийской *Dendrelaphus tristis* и зеленовато-синяя у *Natrix kimalayana* [266]. Особенно интересен пример *Thelotornis kirtlandii,* сочетающего оба эти способа, потому что здесь элементы рисунка проходят непрерванными через кожу и чешуи. Сама демонстрация у этих змей, свидетелем которой я был в природных условиях в Португальской Восточной Африке, просто замечательна. Обычно эта красивая змея с удлиненным плетеобразным телом, чрезвычайно тонким хвостом, криптическим одеянием зеленых, коричневых и серых тонов и специализованным древесным образом жизни очень плохо заметна. Но при тревоге ее критическая внешность чудодейственно меняется. Внезапно, благодаря расширению и уплощению горла и шеи, появляется ряд пурпурно-черных пигментных полос, резко выделяющихся на белом фоне там, где мгновение назад, казалось, был стебель лианы. Одновременно для усиления эффекта выбрасывается во всю его длину киноварнокрасный язык с черным кончиком.

Приподымание различных частей тела. Другой часто применяемый способ состоит в поднятии и выставлении ярко окрашенной части, тела У многих неродственных друг другу животных такую роль играет хвост. Хипгстон разобрал значение этого органа в качестве средства отпугивания и показал, что хвост— важный элемент демонстрации у многих неродственных друг другу млекопитающих, в том числе рыси, льва, кошки, собаки, волка, шакала, мангуста, горностая, скунса, бородавочника, гну и других. У млекопитающих поднятие хвоста и размахивание им применяется главным образом в качестве угрозы соперникам того же пола и как таковое нас здесь не интересует. Однако очень интересно, что сходные движения хвоста встречаются у других животных, например у змей, где они, как известно, употребляются в качестве предостережения для защиты от врагов других видов.

Ядовитая малайская *Doliophis intestinalis,* по сообщениям туземцев, ползет, подняв хвост вверх; правильность этого сообщения была подтверждена Барбуром [191, наблюдавшим на Яве эту змею с хвостом, поднятым так, что была видна его нижняя поверхность красного цвета. Совершенно неродственная, абсолютно безвредная, роющаяся в земле *Cylindrophis rufus* с Малайского полуострова, по свидетельству Аннандаля и Барбура, реагирует на опасность таким же образом [19]. Здесь нижняя поверхность хвоста также блестящего красного цвета. Бразильская *Apostolepis,* невидимому, имеет сходный инстинкт, но уже

не хвост, а все тело змеи яркокрасного цвета, тогда как голова и хвост черные. В.Мексике *Diadophis awabilis* подымает при тревоге хвост, загибает его вперед и закручивает спиралью, демонстрируя красный цвет его нижней поверхности. Индийская *Calophis trimaculatus* также, будучи потревожена, изгибает хвост кверху, выставляя кораллово-красный с черным предостерегающий сигнал в анальной области.

К этой же категории можно отнести и угрожающую позу наземного краба *Sesarma meinerti,* поведение которого в Бейре я описал и изобразил в специальной работе [108]. *Sesarma meinerti* —• чрезвычайно красивое животное, имеющее темнопурпурный панцырь, окаймленный узким оранжевым бордюром, и массивные мощные клешни блестящего оранжево-красного-цвета. Будучи застигнуты на некотором расстоянии от своей норы, крабы не пытаются убежать, если путь отступления отрезан. Осторожность заменяется дерзким, угрожающим поведением и ярким проявлением раздражения. Твердо стоя на земле, хорошо вооруженные и агрессивные, они неторопливо поворачиваются к врагу, приподняв панцырь и вытян\в вверх огромные красные клешни. Эти решительные и вызывающие действия бросаются в глаза, и значение такой позы едва ли было бы яснее, если бы краб поднял два красных сигнала и закричал: «Берегись!».

Следует упомянуть также об угрожающем поведении некоторых птиц, например солнечных цапель *(Euryvyga helias).* Эти птицы поворачиваются к врагу, подняв и расправив крылья таким образом, что они почти окружают тело. Такое поведение особенно любопытно, если учесть, сколь оно сходно с действиями, производимыми другими животными, очень далекими во всех отношениях, а именно кузнечиками и богомолами.

Прекрасным примером этого рода является богомол *Pseudocreobotra wahlbergi,* на угрожающую позу которого я обратил внимание в Кайе, в Португальской Восточной Африке. Будучи потревожено, это насекомое подымает над своей спиной, подобно двум сигнальным флажкам, надкрылья, каждое из которых несет на дорзальной поверхности яркий глазок, принимает замечательную позу, показанную на рис. 76, и представляет нападающему довольно грозное, чтобы не сказать поразительное, зрелище.

С этим можно сравнить поведение другого богомола, *Eremiaphila braueri,* угрожающая поза которого недавно была описана Рунволом [544]. Этот пустынный вид из Белуджистана при нападении внезапно поворачивается, раскрывает крылья и подымается на задних ногах, «как ученый медведь», выставляя яркие нижние поверхности как передних, так и задних крыльев. Эти нижние поверхности у передних крыльев окрашены в бледнофиолетовый цвет с очень заметной зачерненной краевой полосой,

а у задних — в черный цвет с фиолетовым основанием. Рунвол указывает, что когда он обходил вокруг насекомого, то оно тоже' поворачивалось, обращаясь к нему все время передней стороной и сохраняя свое приподнятое положение свыше 20 мин.

Известно, что и различные другие богомолы используют средства запугивания в случае опасности или при встрече с крупной добычей. Шелфорд [570] дал нам подробный отчет о предостерегающей демонстрации у *Hestiasula sarawaka.* В состоянии покоя этот богомол критически одет в скромные бурые и серые цвета. Его передние бедра, расширяющиеся в плоские пластинки, при этом положении сложены вместе впереди тела. Но при раздражении происходит удивительная трансформация позы и окраски. Переднегр^дь приподымается, передние ноги раздвигаются, надкрылья и крылья раскрываются и межд} нпл:п выступает брюшко. Каждая из открывшихся поверхностей яркоокрашена: передние тазики на внутренней стороне яркомалиновые; дисковидные бедра имеют яркожелтую окраску с черной каймой, нижние части груди угольно-черные, крылья черные с желтыми пятнами. И как бы стремясь усилить эффект, насекомое раскачивается из стороны в сторону и в то же время издает предупреждающие звуки, щелкая передней голенью по бедру с регулярностью часового механизма. Одновременно насекомое непрерывно" шуршит крыльями.

Белые и багровые цвета африканского *Idolum diabolicum,* прежде считавшиеся симуляцией окраски цветков, почти наверное относятся к этой же категории. Будучи потревожен, этот критический травянисто-зеленый богомол подымается на двух задних парах ног и вытягивает вперед ярко окрашенные передние ноги, плоские тазики которых он держит в одной плоскости с широкими выступами груди. Карпентер указывает, что внезапное появление этих больших ярко окрашенных поверхностей, выставленных в угрожающем положении, крайне поразило как его, так и его обезьяну, против которой была направлена эта демонстрация. Обезьяна поспешно отскочила от насекомого, которое в этом случае спаслось, благодаря своей угрожающей позе [79].

Варлей, недавно сделавший обзор данных относительно угрожающего поведения богомолов, сам наблюдал иную и очень отличающуюся позу, принимаемую калифорнийским богомолом из рода *Stagmomantis.* Как он пишет это насекомое приподымается на четырех ногах, подымает грудь почти вертикально, открывает надкрылья, распускает крылья и поворачивается боком так, чтобы полностью обратить к наблюдателю развернутые поверхности, обрамленные снизу изогнутым брюшком. Во всех этих и других сходных случаях очень ясна тесная корреляция между расположением окрашенных поверхностей и способом их демонстрации [639а].

Выбрасывание особых придатков. Эти примеры подводят нас к категории случаев, когда орган, служащий для демонстрации, тоже выставляется наружу, но этот орган — специальное образование, обычно находящееся внутри тела. Такие образования имеются у гусениц многих бабочек, } некоторых кузнечиков и других насекомых. Хорошо известный пример — два розовых хлыстообразных придатка, которые гусеница гарпии-вилохвоста *(Cerura vinula)* выпячивает на заднем конце своего тела и раскачивает над головой, когда, будучи потревожена, она принимает угрожающую позу. Сходным, хотя и отличающимся в.*деталях, образом действует и гусеница индийского *Papilio demoleus,* которая, будучи потревожена, выпячивает через узкую поперечную щель позади головы два красных выроста, напоминающих пару рогов. Хингстон, описавший эту демонстрацию, говорит: «Они выглядят грубыми и мясистыми, их кожа блестит, и они распространяют едкий запах». Когда эти придатки не нужны, они «исчезают в щели, которая закрывается и прячет их> [266]. В обоих этих случаях нити выпячиваются под давлением изнутри. Гусеницы, принадлежащие к нескольким индийским видам коконопрядов *(Lasiocampidae),* обнаруживают сходные приспособления. Будучи потревожены, они раскрывают две щели на спине, как раз позади головы, и внезапно выдвигают оттуда щетку бархатистых волосков. Эти волоски всегда ярко окрашены, причем бывают соответственно черного, оранжевого, розового и сине-стального цвета у четырех разных видов. Хингстон пишет: «Это — неожиданное и удивительное зрелище. Выпячивание столь неожиданно, что просто пугает и заставляет почувствовать, что с этим калейдоскопическим существом лучше не связываться» [2661. Весьма интересно, что сходные средства отпугивания имеются у совершенно неродственного кузнечика *Capnoptera* из Малайи. Если взять в руки это насекомое, оно опускает голову, отодвигаяя ее таким образом от груди, и выпячивает через образовавшуюся щель яркокрасный пузырь, который выворачивается и выдается позади головы подобно капюшону.

Разевание рта. Рот позвоночного —• это почти готовый отпугивающий механизм. Мы обнаруживаем, особенно среди птиц, ящериц и змей, что слизистая оболочка и язык часто ярко окрашены в черный, розовый, красный, оранжевый или желтый цвета и чго эта внутренняя окраска сочетается с обыкновением широко открывать челюсти перед врагом, чтобы как следует продемонстрировать предостерегающие цвета. Собирая пресмыкающихся в Португальской Восточной Африке, я наблюдал различные примеры этого инстинкта. Так, например, в лесах Аматоига живет красивая древесная ящерица, *Agama atricolhs,* несколько экзем-

шшров которой я поймал. Подобно ^.толь многим живущим исключительно на деревьях видам, и у этой ящерицы окраска прекрасно иллюстрирует принцип критического сходства. Но, будучи обеспокоена, она принимает внушительный угрожающий облик Поворачиваясь самым грозным образом к любому, кто подходит, она выгибает шею и подымает голов}, широко раскрывая рот так,чтобы показать враг\ ярк;ю оранжево /кетт^ ю внутреннюю поверхность.

Сходно ведет себя п один из африканских хамелеонов, открывая сине-черный рот, обрам шнныл розовыми г>бами. Другими примерами являются плащеносная ящерица *(Chlamydosaurus kingii)* из Квинсленда и j шастая круглоголовка *(Phrynocpphalus mystaceus),* j которых соответствующие цвета — желтый и розовый. Этот же инстинкт наблюдается и у некоторых змей, например у американской крючконосой змеи *(Heterodon),* копьеголозой куфии *(Bothrops atrox)* и бронзовой остроголовой змеи *(Oxybehs acuminatus).* Открывание рта применяется в качестве одной из устрашающих демонстрация многими птицами. Говоря 0 красивой зеленой древесной плетевидной змее ИНДИИ И Цейлона *Dryophis myctenzans* (пасть которой внутри розовая), Уолл отмечает, что, будучи сильно возбуждена, «она широко раскрывает челюсти и очень сильно растягивает нижнюю из них в стороны, так что эта челюсть, обычно имеющая форму лодочной кормы, приобретает форму лопаты... при этом углы нижней губы оттягиваются вниз. В позе угрозы шея и передняя часть тела уплощены, а зоб на шее раздут. В таком виде, отведя голову назад и 3-образно изогн\ в переднюю часть тела, змея имеет очень страшный вид» [645].

Внезапное физиологическое изменение окраски. Нам теперь предстоит разобрать особый механизм отпугивания, коренным образом отличающийся от описанных выше случаев тем, что он зависит не от внезапной демонстрации поверхностей, до этого скрытых, а от изменения окраски той поверхности, которая была видна и раньше. Я обязан Холмсу еще неопубликованными сведениями о его работе по изменению окраски и рисунка у *Sepia offidnahs* [269].

При сильном раздражении эта каракатица претерпевает ряд изменений окраски, столь же резких, сколь и быстрых. Первое из них — появление двух больших черных пятен на спинной поверхности. Затем следует быстрое и полное побледнение остального те та каракатицы, тогда как сами черные пятна делаются еще более насыщенными и интенсивными. «Таким образом, на мгновение,— пишет Холмс,— две черные точки ярко выделяются на фоне переливчато-белой окраски животного». Иногда этот рисунок подчеркивается си гьным уплощением — изменением, которое

приводит глаза в несколько более дорзальное положение. В то же время под каждым глазом появляется черный полумесяц, зрачок расширяется, а по углам плавников появляются черные линии, тогда как остальная часть тела сохраняет белый цвет.

За этой бледной фазой или может следовать быстрое бегство животного, сопровождающееся одновременным потемнением всего тела, или же дальнейшее раздражение может привести к полному побледнению и к появлению четырех продольных черных полос на спинной поверхности. «Эти линии быстро мелькают на бледной спине и затем внезапно исчезают, чтобы вновь смениться черными пятнами, новым полным потемнением или новым появлением полосатого рисунка. Все это время животное быстро движется, как бы для того, чтобы избежать раздражения, если же оно не в состоянии от него избавиться, то выбрасывает облако черной жидкости. Затем оно сразу становится неподвижным, прячется за черным облаком, которое оно выбросило, и его окраску уже нельзя* рассмотреть». По мнению Холмса, эти демонстрации, весьма вероятно, рассчитаны на то, чтобы запугать противника и обратить его в бегство. В особенности показательно наличие системы окраски, которая, по уже упомянутым причинам, должна оказать максимальное действие на глаз наблюдателя. Дело в том, что здесь мы встречаем сочетание наиболее резких цветов: черного и белого; они расположены наиболее зачетным образом, образуя большие черные пятна на плоском поле, контур которого подчеркнут черным обрамлением.

Все это демонстрируется с особой силой благодаря уплощенной и вытянутой позе животного и в особенности потому, что все расцветки появляются и исчезают с большой быстротой. Короче говоря, эти реакции, видимо, представляют собой замечательный и высокоспециализованный способ создания внезапных и поразительных изменений наружности, которые, как можно судить по многим аналогичным случаям, обеспечивают защиту, отпугивая возможного врага.

ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩИЕ ДВИЖЕНИЯ

В одной из предыдущих глав этой книги я подчеркнул, насколько неподвижность жизненно необходима для успешного использования любой системы покровительственной окраски. Но совершенно независимо от априорных соображений, от опыта натуралистов и охотников было также показано экспериментальным путем, что именно движение привлекает внимание животных. Более того, мы видели, *что* там, где маскировка жизненно необходима, мы почти неизменно обнаруживаем, что с покровительственной окраской связаны и критические инстинкты, то есть инстинкты «застывания» или неподвижности при приближении опасности. Чрезвычайно интересно обнаружить, что у апосематических животных, где окраска имеет прямо противоположную функцию и где заметность необходима, а не опасна, в апосематическое поведение в качестве важного элемента входит противоположный инстинкт, то есть инстинкт движения при приближении опасности.

Это средство применяется повсеместно в природе — в пустынях, степях и лесах — гусеницами и райскими птицами, змеями и богомолами, игуанами и крабами.

В гневе или при опасности многие ящерицы из сем. *Iguanidae* и *Agamidae* мотают головой вверх и вниз перед своим соперником или врагом. Красивая черная с желтым древесная змея *Dipsadomorphus dendrophilus* из Сиама, будучи доведена до крайности, устраивает целое представление: она раскрывает пасть, шипит, дико бросается на все близлежащие предметы и стучит хвостом по земле [7]. Другие змеи, например сиамская *Xenopeltis unicolor,* цейлонская *Dipsas ceylonensis* и индийская *Dipsadomorphus gokool,* размахивают хвостом, подняв его кверху [261]. Богомол *Hestiasula sarawaka* с Борнео, отпугивая, вибрирует усиками. Некоторые личинки перепончатокрылых, например *Croesus septentrionalis,* будучи обеспокоены, энергично размахивают брюшком, причем эффект этих движений усиливается благодаря стадному образу жизни этого и родственных ему видов.

Многие гусеницы бражников, например бразильский *Isognathus swainsoni* и перувианский *Pholus labruscae* [419], размахивают и хлещут своими бичеобразными «хвостами», подобно кошкам и львам. Хвостовые нити гусениц гарпии-вилохвоста *(Cerura vinula)* используются сходным образом. Я уже упоминал в предыдущей главе о работе Хингстона, описавшего замечательные стадные инстинкты апосематических гусениц рода *Isognathus* (сем. *Sphingidae).* Как бы для усиления отпугивающего действия окрасок, создаваемого скоплением гусениц, стадный инстинкт сочетается с инстинктивными демонстративными движениями. «В течение дня они оставались совершенно неподвижными, подняв вертикально вверх хвостовые отростки. Но как только их беспокоили или заставляли двигаться, хвостовой бич приходил в движение. Он развевался из стороны в сторону, скользя по поверхности тела». Хингстон считает его «инструментом отпугивания» и предполагает, что размахивание и удары «хвостом» служат для отпугивания или сметания паразитических перепончатокрылых. Неизвестно, является ли это его главной функцией, но несомненно, что движения, описанные Хингстоном, существенно дополняют апосематическое поведение.

ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩИЕ ЗВУКИ

Демонстративные звуки, как и демонстративная внешность, имеют у разных животных крайне разнообразные функции; в самом деле, звук и окраска, рассматриваемые в связи с их биологическим значением, представляют близкую аналогию. Зачастую сходный результат достигается у различных животных как тем, так и другим способом. Дело в том, что и зрительные и слуховые демонстрации могут быть использованы в качестве вызова сопернику, для привлечения партнера, в качестве сигнала другу или предостережения врагу. Часто оба эти средства используются для одной цели у одного и того же животного. Так, кролик, перед тем как войти в нору, поднимает свой белый пушистый хвост и громко стучит лапами по земле; кобра, раздувая шею, усиливает эффект шипением; дикобраз, подымая иглы, хрюкает и трещит хвостом; попугай, развернув веером свой хохол, колышит его, причем получается звук, похожий на шорох листвы при ветре.

Мы видим, таким образом, что биологическое использование звука, как и использование внешности, очень многообразно и интересно. Оно может играть роль в межвидовых и внутривидовых отношениях. Так, брачные песни сверчков, жаб и соловьев, сочетающиеся с засаживанием, способствуют встрече полов или предупреждают соперников, что территория занята; призывные звуки сов, гиен, синиц и танагр, особенно развитые у ночных или лесных форм, особенности биологии которых препятствуют широкому использованию зрения, помогают сбору членов семьи или стаи тревожные сигналы черных дроздов и сухопутных крабов сообщают друзьям о грозящей опасности или предупреждают пришельца, чтобы он не входил в занятую нору. Сюда же относятся треск, шелест, скрип, топот и крики, которыми насекомые, змеи и другие животные предупреждают противника об опасности.

Биологическое значение звука, издаваемого животным, его природа, функция и происхождение — это большой вопрос, который дает материал для столь же интересной, сколь и своеобразной главы естественной истории. Но здесь мы не можем заниматься проблемами звука, за исключением одного специального вопроса, а именно связи звука с предостерегающими признаками, и инстинктами, другими словами, связи звука с демонстрацией как средством самозащиты.

8 подобных случаях предостерегающий сигнал не просто показан, он высказан несложным языком предупреждения, который, подобно предостерегающей окраске, может быть изучен хищниками в суровой школа жизненного опыта. Это предупреждение может играть жизненно важную роль в обнаружении опасности.

Как и в случае окрасок и их демонстраций, звуковые сигналы иногда представляют собой действительное предупреждение, а иногда простой блеф, в зависимости от того, скрывается ли за угрожающим звуком способность нанести вред. Гремучие змеи и дикобразы трещат, причем и те и другие могут отомстить нападающему. В этих случаях предупреждение есть действительное предупреждение о реальной опасности. С другой стороны и хамелеоны и котята надуваются и свирепо шипят на врага, но этот звук, так напоминающий шипение ядовитой змеи,— безобиден и за ним не кроется ничего, кроме такого же обмана, как сходство бабочки-стеклянницы с шершнем.
В обоих случаях имитируемое животное ядовито, а подражатель безвреден. На деле мы, повидимому, встречаем в подобных случаях своеобразный вид мимикрии, построенной на звуковой, а не на зрительной основе.

Природа звуков, издаваемых различными апосематическил-и животными, меняется в широких пределах. У них, однако, есть один общий признак: как правило, они не очень громки. Причину этого легко установить. Предостерегающие сигналы, издаваемые животными, необходимы лишь на близком расстоянии и только в особых случаях, когда опасность неизбежна. В этом отношении предупреждающие звуки резко отличаются от любовных песен и призывных криков, от всего разнообразия звуков, издаваемых черноголовыми славками и козодоями, птицами-колокольчиками, гиенами и обезьянами-ревунами, жабами, древесными лягушками и легионом других существ, настойчивые сигналы которых, явственные и повторные, передаются на далекие расстояния днем и ночью, сквозь пустыни и леса.

Шипение обычно используется для целей предупреждения или устрашения змеями и ящерицами. Нужно помнить, что у тех " У других окраска, как правило, покровительственная. Но многие виды обеих групп в случае опасности прибегают к демонстрации ярких цветов, и это отпугивание с помощью окраски часто сопровождается и звуковыми угрозами, среди которых главное место занимает шипение. Такие демонстрации, состоящие в комбинированном воздействии на зрение и слух врага, составляют «вторую линию обороны». Значение этой «второй линии» для ядовитых форм вроде ядозуба и многих ядовитых змей очевидно. Дело в том, что яд драгоценен и его не следует расточать. С другой стороны, у неядовитых видов звук может иметь лишь обманное значение, однако есть данные, что по крайней мере иногда хитрость удается.

Нужно обладать некоторым знакомством со змеями в природных условиях, чтобы оценить неприятное действие этого звука, в "особенности, если его издают относительно крупные

виды змей с больший емкостью легких. Интересно отметить, что сходное угрожающее шипение составляет часть предостерегающей демонстрации у многих птиц, например вертишеек и расписных бекасов. Подобно шипению змей, шипение птиц направлено против врагов других видов, а не против соперников своего вида. Отпугивающие приспособления расписного бекаса *(Rostratula capensis)* действуют и на слух и на зрение. Таково же, как уже упоминалось, поведение амазонского синелобого попугая *(Amazona aestiva)*. Будучи сильно встревожены или рассержены, эти птицы развертывают крылья и хвост, причем крылья производят шипение, «похожее на звук, получающийся при погружении раскаленного железа в воду« [172], а хвостовые перья дрожат, производя довольно громкое шуршание.

В добавление к шипению многие змеи издают также предостерегающие звуки хвостовым концом тела. Многие виды при раздражении бьют хвостом. Иногда хвост подымают и потрясают им, как это делают змеи Старого Света *Xenopeltis, Dipsas* и *Dipsadomorphus;* эти взмахи хвоста заставляют шуршать окружающую растительность. *Dipsadomorphus* судорожно барабанит концом хвоста о землю. *Trigonocephalus* Нового Света бьет хвостом по окружающему кустарнику и деревьям. Эти угрожающие звуки достигают наивысшего развития у гремучих змей, у которых возникли специальные звуковые органы — гремучки. Совершенно аналогичный случай среди млекопитающих представляет треск хвоста у дикобраза.

У других животных для звуковой угрозы служит скрип; это средство обычно употребляется насекомыми, ноне ограничено пределами этого класса. Скрип борнеоского богомола *Hestiasula sarawaka* был описан Шелфордом [570], а африканского богомола *Idolum diaboiicam* — Карпентером [79]. У первого вида звук вызван щелканием голени о бедро и шуршанием крыльев, у второго — быстрым движением левой ноги вдоль наружного ьрая левого переднэго крыла. В обоих случаях звук служит частью отпугивающей демонстрации. *У* многих апосемагичесКих бабочек и кузнечиков испускание защитной жидкости сопровождается скрипящими или трещащими звуками, для чего у некоторых бабочек-мэдведиц из рода *jRhodogastria* имеется особый грудной (•тридуляционный орган **[86].**

Джоблинг описал интересный случай скрипения у бабочки *Parnassius mnemosyne,* которую он наблюдал в средней полосе СССР, Известно, что во многих случаях скрипение у бабочек связано с ухаживаниеч.Ноуэтого вида звук, очевидно, был защитным средством, так как его издавали только оплодотворенные самки, когда поблизости не было самцов. В то же время самцы и неоплодотзореюше сачки, более осторожные и подвижные, не издавали

скрипа. Более или менее сходный механизм имеется j рогатых гадюк из рода *Cerastes,* которые, по Барбуру, издают резкий свистящий зв\к путем трения друг о друга специально видоизмененных боковых чешуи тела [19]. Крупный навозный жук *Heliocopris mouhotus* пищит, как летучая мышь, если его тронуть. Жук-носорог *Xylotropes gideon* издает, если его взять в руки, громкое и резкое шипение. Гусеницы бражников, например индийской *Langia zenzeroides* и европейской мертвой головы *(Acherontia atropos),* тоже издают шипение или писк, если их тронуть. Некоторые сильно ядовитые пауки из рода *Poecilotheria* также обладают скрипучим органом, звук которого составляет' часть угрожающей демонстрации, если животное раздразнить [476].

Наконец, голос часто играет роль в этих предупреждениях, особенно у высших позвоночных. Каждый в большей или меньшей степени знаком с рычанием и воем волков, собак или шакалов, встречающихся с врагом или вызывающих его на бой. Барсук предостерегает гневным фырканием. Что касается воя, хрюкания и писка скунсов, гризонов и дикобразов, с помощью которых эти животные отпугивают врага, то о них будет сказано ниже.

ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩИЕ ЗАПАХИ

Давно известно, что в дополнение к сложным и разнообразным предостерегающим чертам внешнего облика и звукам часто применяется еще и третье средство предупреждения, а именно—предостерегающие запахи, которые тоже могут действовать на расстоянии. По самой своей природе такое предостережение особенно действенно против таких врагов, которые охотятся главным образом с помощью обоняния, а не зрения, и которые поэтому обращают меньше внимания на зрительное предупреждение.

Некоторые животные обладают постоянным отпугивающим или предостерегающим запахом, подобно тому, как апосематические формы обладают общей предостерегающей окраской. Но в своем наивысшем развитии запах в качестве средства защиты употребляется как «временная обонятельная демонстрация». Подобно зрительным демонстрациям размеров, цвета, движения, средство это резервируется для особых случаев острой необходимости. Часто оно пускается в ход лишь в качестве последнего, •отчаянного средства защиты от хищника.

Подобно предостерегающим цветовым и звуковым демонстрациям, это дополнительное средство защиты развилось у различнейших групп животных.

Отвратительные запахи, испускаемые при особых обстоятельствах древесными дикобразами *(Erethizon, Coendu),* скунсами

(Mephitis, Conepatus, Spilogale), зориллой *(Iclonyx),* теледу *(Л1ydaus),* медоедами *(Mellivora),* гризонами *(Grison),* землеройками *(Sorex, Crocidura)* и ежами *(Erinaceus),* будут нами рассмотрены позже.

Сходными защитными свойствами обладают многие змеи, например обыкновенный европейский уж и американские подвязочные ужи, которые выделяют зловонную млечную жидкость из желез клоаки. Эти неприятные вещества, хотя они и не могут выбрызгиваться на врага, как выделения многих млекопитающих и насекомых, быстро пачкают тело любого животного, держащего извивающуюся змею, и, как указывает Барбур, имеют «высокую ценность в качестве защитного средства» [19].

Аналогичные средства защиты имеются у многих насекомых. Так, клопы, в особенности щитники *(Pentatomidae)* и многие представители краевиков *(Coreidae)* и хищнецов *(Reduviidae),* известны своим неприятным запахом. Предполагают, что поэтому-то большинство представителей группы и несъедобно. В Южной Америке, например, щитник *Brachystethus cribrum* и краевик *Nematopus Indus* оба защищены сильным запахом и оба ярко окрашены в черный и красный цвета. Многие жуки обладают сходными свойствами. Жужелицы, если их потревожить, выпускают из заднего конца брюшка едкую жидкость неприятного запаха. Божьи коровки выделяют отталкивающую желтую маслянистую жидкость. *Lytidae* и светляки дурно пахнут и в высшей степени неприятны на вкус. Сходным образом защищены многие личинки перепончатокрылых и бабочек. Личинка пилильщика *Croesus septentnonalis* выделяет свой пахучий секрет из выворачивающихся желез на брюшке. У гусеницы желтогузки *Porthesia auriflua (Euproctis similis)* он выделяется из дорзальных желез, У других, например у крапивницы *(Vanessa urticae)* и молочайного бражника *(Deilephila euphorbiae),* неприятная жидкость вытекает изо рта. Многие бабочки, в особенности принадлежащие к апосематическим группам *Danainae, Heliconinae* и *Acraeinae,* обычно выделяют дурно пахнущие секреты. Сходный инстинкт встречается и у разных прямокрылых, как, например, у неприятно пахнущего кузнечика *Dictyophorus laticinctus,* который, по описанию Карпентера, выделяет из грудных дыхалец сильно пахнущую жидкость, выходящую с шипящим звуком, слышным за несколько метров [86].

Было предпринято много попыток описать эти запахи. Так, Лидеккер описывает чрезвычайно неприятный запах *Gymnura rafflesh,* как напоминающий запах лука или чеснока, а в другом месте он сравнивался о испорченным тушевым мясом (Блендорф, см. Покоим [481]). Невыносимый запах, издаваемый древесными дикобразами *{Erethizon ш Ccê'ndu),* сравнивался с запахом давно немытого человеческого тела. Землеройки обладают отталкивающим мускусным запахом. Чрезвычайно едкий п неприятный запах мускуса испускает также маленькая апосематическая морская улитка *Bulla,* изумрудно-зеленая одежда которой, усеянная оранжевыми точками, привлекает внимание.

Среди апосематических животных запах *Heliconius charithonia,* по словам Уизикомб, напоминает «приторную сладость цветов дурмана» [520]. Отталкивающий запах, испускаемый *Heliconius kydarus,* сравнивался Гаппи с запахом едкого нарывного масла, извлекаемого из скорлупы ореха *Anacardium occidentale.* Лонгстафф сравнивал его с запахом ацетилена, и с запахом лианы *Hamameiis,* а Уизикомб — с запахом карбиламина, переходившим в запах шиповника при нагревании с дестиллированной водой и соляной кислотой [520]. Запах едких выделений махаона *(Papilio machaon)* сравнивали с запахом разлагающегося ананаса.

Связь между стадным образом жизни и заметностью уже рассматривалась. Подобно тому, как инстинкт стадного отдыха способствует усилению заметности (особенно при дневном свете), так и сильный запах, исходящий от скопления отдыхающих бабочек, облегчает их опознавание врагом и устраняет нападение, возможное в результате ошибочной оценки съедобности насекомых. Среди перепончатокрылых сходный пример представляют стадные личинки пилильщика *Croesus septentrionalis,* инстинкты которых описаны Паультоном следующим образом: «Будучи потревожена, эта личинка поворачивает заднюю часть тела вперед таким образом, что она оказывается над головой, а железы выворачиваются так, что их секрет поступает в воздух. Значение стадного инстинкта в этом и других случаях очень ясно: если многб особей совместно выделяют неприятный запах, то они оказываются окруженными атмосферой, создающей весьма действенное препятствие» [496].

Особое защитное значение таких запахов, подобно предостерегающей внешности и предостерегающим звукам, заключается в том, что они делают возможным опознавание на расстоянии, иначе говоря, до того как насекомое подверглось нападению и было испробовано. В этом отношении запахи отличаются от различных свойств, вызывающих несъедобность, но неспособных предотвратить экспериментальную пробу на вкус, и не должны смешиваться с этими свойствами. Перечисленные выше апосематические свойства — внешние, видимые признаки этой несъедобности. Так, при приближении врага, африканская апосематическая *Acraea buxtoni,* выделяя из грудного отдела жидкость, может «показать свои неприятные свойства, не будучи повреждена...» [395].

Что подобные скверные запахи в самом деле создают действительную защиту против нападений хищников, ясно показывают наблюдения Майерса над пищей носухи *Nasua nasua* [433]. В его

списке членистоногих, от которых отказалась носуха, перечисляются следующие дурно пахнущие насекомые, «которые были оставлены в покое после первого же обнюхивания»: неприятно пахнущие златоглазки *Leucochrysa lateralis* и *Chrysopa (Chrysopidae)*, светляки *Photuris vittipennis conformis* и *Pygolampis* sp. *(Lampyridae)*, клопы *Edessa* sp. *(Pentato/nidae)* и *Acanthocephala angustipes (Coreidae)*. Здесь важно отметить, что апосематических насекомых оставляют в покое животные, охотящиеся почти исключительно с помощью обоняния и на которых предостерегающая окраска не может оказать почти никакого действия. В этом случае один только скверный запах оказывает действенное препятствие, и это тем более существенно, что запах спасает насекомое от такого животного, которое, как справедливо замечает Майерс, отнюдь не разборчиво в пище. Ведь носуха готова съесть даже ядовитую жабу *Bufo peltacephalus,* секреция которой как известно, хорошо защищает ее от собак.

Подобные резкие запахи насекомых, часто сочетающиеся с яркой окраской и открытым образом жизни, особенно интересны, если учесть, что сходные явления имеют место в растительном царстве, где встречаются удивительно сложные и действенные образования (я говорю, разумеется, о цветах, опыляемых насекомыми), которые также способствуют опознаванию данных видов путем демонстрации ярких окрасок и сильных запахов. Но на этом аналогия и кончается, потому что у растений эти явления имеют совершенно противоположное значение и функцию. Их запах привлекателен, тогда как запах насекомых действует отталкивающе. Яркая окраска и приятный запах цветов, напротив, не отталкивают и не предупреждают врагов об их несъедобности, а привлекают насекомых, чтобы обеспечить перекрестное опыление. Можно заметить, что и тут и там запах используется в нужное время. Ибо, с одной стороны, удивительные приспособления цветов в этом, как и в других отношениях, приноровлены к образу жизни посещающих их насекомых. Цветы, посещаемые перепончатокрылыми, например клевер, пахнут днем, тогда как табак, жасмин, жимолость и многие другие пахнут слаще и сильнее всего по ночам, именно тогда, когда летают опыляющие их ночные бабочки. С другой стороны, вонючие апосематические млекопитающие и насекомые, как правило, сберегают свои отвратительно пахнущие жидкости, используя их лишь тогда, когда они особенно необходимы, т. е. когда этим животным кто-либо мешает или угрожает. Таким образом, рассматривая адаптивные запахи, свойственные этим двум столь разным категориям организмов, мы обнаруживаем в обоих случаях демонстрацию, передаваемую на расстоянии посредством запаха и пускаемую в ход сильнее всего тогда, когда она особенно необходима. И каждый раз, если демонстрация воспринимается, выигрывают обе стороны.

В этом разделе я рассмотрел способы, с помощью которых различные животные оказываются заметными в природных условиях. Вопрос этот очень обширен. Я же пытался скорее подчеркнуть общие принципы, чем перечислять множество примеров. Однако мне кажется, что я дал достаточно примеров каждого типа явлений, чтобы разъяснить свою точку зрения и подкрепить свои аргументы. Здесь целесообразно дать краткий обзор фактов, полученных в результате изучения внешности и образа жизни апосематических животных, чтобы притти к определенным выводам.

1. По данным физической оптики и физиологии цветного зрения, яркие пигменты (черный, белый, красный, оранжевый, желтый) и бросающиеся в глаза расцветки (пятна, глазки, кольца, полосы, ленты), обычно свойственные апосематическим животным, обеспечивают их большую заыетность в природе. Заметный наряд, как правило, связан с позами, инстинктами и образом жизни (включая открытый образ жизни, стадность, приемы специализованных демонстраций окраски, размеров и движения, издэвание звуков, испускание запаха и агрессивное поведение), которые способствуют большей действенности демонстрации и тем самым в'озможно сильнее привлекают внимание хищных врагов.

2. Предостерегающая окраска и предостерегающие демонстрации (являющиеся особым случаем применения принципов предостерегающей окраски) независимо развились во многих группах животных; они встречаются почти во всех частях света и почти во всех условиях среды. Другими словами, они широко распространены с точки зрения как систематики или зоогеографии, так и экологии.

3. Важнейшее свойство демонстрации — внезапное и бросающееся в глаза выставление окраски — достигается весьма различными способами. Выставляемая поверхность может быть частью наружного покрова, она может быть внутренней мембраной, модифицированной конечностью или специализованным веероводным или нитевидным образованием. В обычное время она может быть скрыта внутри тела, под ним или в каких-либо боковых складках покровов. Она может выставляться путем изменения позы животного, растягивания, выбрасывания, освещения, снятия покрова, раскрывания, вытягивания или поднятия.

4. Пигменты и рисунки специально выставляемых участков (подобно постоянно выставляемым поверхностям апосематических животных) обычно имеют яркие цвета и насыщенные оттенки. Почти независимо от систематического положения их обладателей, эти средства временной демонстрации связаны с выставлением напоказ черного, белого, красного, оранжевого, желтого или розового цвета или какой-либо комбинации этих цветов. Кроме того, вообще говоря, эти специальные участки поверхности

резко отличаются в этом отношении от смягченной криптической окраски частей, обычно обращенных наряжу, когда животное движется, питается или отдыхает.

5. Существует определенная связь межд> принимаемыми при демонстрации позами и расположением сильно пигментированных поверхностей. Млекопитающие, пресмыкающиеся и земноводные, приподымающие кверху один из концов тела или переворачивающиеся на спину, имеют ярк\ю окраску грjflii или живота. У птиц, ящериц и змей, угрожающе раскрывающих рот, он ярко окрашен изнутри. У форм, растягивающих складки кожи, крылья, плавники, бахрому, воротники оперения, ярко окаймлены именно эти области. У насекомых, которые выбрасывают нити или подымают конечности; млекопитающих, которые подымают волосы дыбом, змей, которые растягивают межчеш^йные пространства или подымают хвост,— у всех у них эти столь различные части тела имеют очень яркую окраску.

6. Ярко окрашенные поверхности обычно спрятаны и демонстрируются лишь в случае нужды. Только тогда изменения внешнего вида, происходящие у столь большого числа животных, как позвоночных, так и беспозвоночных, превращают относительно покровительственную или даже очень покровительственную хжраску в окраску, бросающуюся в глаза. Изменение часто происходит внезапно и быстро, оно поражает, ошеломляет или даже устрашает; происходит оно, как правило, лишь при особых обстоятельствах, а именно при наступлении опасности, то есть как раз тогда, когда оно нужно.

7. Рассмотренные нами факты по существу являются главным образом оптическими, то есть они касаются преилгущественно внешности животных. Если, как мы имеем основание предполагать, они выполняют предупреждающею функцию, то этого и следовало ожидать, имея в виду преобладающее значение зрения при охоте и поисках пищи у активных хищных позвоночных. Важно отметить, что в общем те животные, внешний вид и образ жизни которых делают их заметными и легьо распознаваемыми глазом, обладают также органами для производства звуков и запахов, а также инстинктами, которые воздействуют на сл^х и обоняние врага точно так же, как внешность действ)-ет на его зрение.

8. Различные способы, используемые совершенно разными животными для зрительных, слуховых и обонятельных демонстраций, не связаны с систематическим положением самих животных: жаба и ящерица мог^т демонстрировать себя одним способом, лягушка и рыба — другим. Одно средство может использоваться богомолом я крабом, другое — коброй и гусеницей, третье — кошкой и гекконом, четвертое — хамелеоном и козодоем, пятое — гремучей змеей и дикобразом, шестое — CKJ-HCOM И кузнечиком. Все Это служит весьма замечательной иллюстрацией принципа адап-

„иной конвергенции. Наоборот, в пределах единой естественной систематической группы животных мы находим широкую адаптивнлю радиацию в природе и механизме демонстрации, что видно на примерах птиц, змеи или прямокрылых насекомых·

9 Все эти факты, относящиеся к физической оптике, систематике, географическому распространению, экологии, сравнительной морфологии и сравнительной зоопсихологии, приводят к заключению, что апосеыатически внешний облик приспособителен и что он ведет к удовлетворению жизненной необходимости, необходиMULTH быть опознанным хищными врагами в качестве чего-то неприятного и нежелательного, чего нужно избегнуть,

Глава 13

СИМБИОТИЧЕСКАЯ ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩАЯ ОКРАСКА (АЛЛОСЕМАТИЧЕСКАЯ)

Множество относительно беззащитных и съедобных животных, как известно, сожительствует с другими защищенными и заметными, чтобы воспользоваться той защитой от врагов, которой обладают последние.

СИМБИОЗ РАКООБРАЗНЫХ И АПОСЕМАТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Многие ракообразные тесно сожительствуют с кишечнополостными, губками и мшанками, пользуясь несъедобностью своего партнера. Инстинкт симбиоза с другими организмами особенно развит у раков-отшельников *(Anomnura)*. Различные раки-отшельники прикрепляют к своему панцирю коралловых полипов *(Epizoanthus, Palythoa)*, актиний *(Adamsia, Actinia)*, гидроидов *[Hydroctinia, Hydrissa)*, мшанок *(Conopeum, Cellepora)* и губок *(Subentes, Ficulina)* [14].

Характер отношений. В некоторых случаях симбиоз очень постоянен и определенные виды ракообразных обнаруживают несомненную привязанность к определенному виду стрекающих актиний или дурно пахнущих губок. Так, например, средиземноморский рак-отшельник *Eupagurut, prideauxi* почти неизменно сожительствует с актинией *Adamsia palliata.* Вервей [643], ссылаясь на данные Котте, указывает, что рака-отшельника и актинию можно встретить отдельно друг от друга только в очень молодом возрасте. *Eupagurus cuanensis* всегда носит на себе покровительственно окрашенную губку *Suberites domuncula.* Постоянно сожительствуют *Hepatus ckilensis* и *Antholoba reticulata.* Среди 60 экземпляров *Hepatus chilensis,* собранных Бюргером [69], только 4 были без актинии. Нужно, впрочем;, сказать, что актиния меньше зависит от ракообразного и, как и во многих сходных случаях, может встречаться без своего партнера,

Модификации инстинкта и строения. Большой интерес представляет способ, которым ракообразное добывает и прикрепляет к себе своих защитников. Этот способ на менее любопытен, чем соответствующее поведение маскирующихся крабов, например *Maia* и *Hyas.* Например, рак-отшельник *E. prideauxi* сам отделяет актинию от дна и прикрепляет ее к своей раковине [643].

Позднее, когда увеличение размеров заставляет рака-отшельника перейти в более просторную квартиру, он переносит своего симбионта с прежней раковины и держит его в определенном положении на новом месте, пока актиния прочно не прикрепится к раковине. Госсе [211] следующим образом описал ход событий: «Рак, прикоснувшись к актинии, немедленно охватил ее своими клешнями, сначала одной, затем обеими, и в тот же миг я понял, что он собирается делать: он начал самым аккуратным и искусным способом прикреплять актинию к раковине. Обнаружив, что актиния перевернута, он прежде всего повернул ее на 180°. Попеременно хватая актинию обеими клешнями и, повидимому, довольно крепко стискивая ее, он схватил актинию так, что смог прижать ее основание к нужной части раковины, а именно к нижней губе. Затем он оставался совершенно неподвижным приблизительно 10 мин., держа актинию крепко прижатой, после чего осторожно отнял сначала одну клешню, а затем — другую.

Собираясь уходить, я имел удовольствие видеть, что актиния была основательно прикреплена к раковине».

У краба-дромии *Dromia vulgaris* и других представителей семейства *Dromiidae* последняя пара ног изменена в связи с симбиотическим образом жизни. Эти конечности коротки и закинуты на спину; они используются для того, чтобы удерживать на спине массу живых губок. Обитающий в кораллах краб *Melia tessellata* с острова Маврикия неизменно держит двух полипов, по одному в каждой клешне, применяя их как для защиты, так и для питания.

Боррадель указывает, что если на краба нападают, он вытягивает полипов навстречу врагу и отгоняет его с помощью их жгучих щупальцев, но если полипы захватывают пищу, то краб отнимает эту добычу с помощью одной из своих ног и отправляет ее в собственный рот. В этом случае клешни специально видоизменены в соответствии с особенностями их использования. Они малы и поэтому мало пригодны в качестве оружия, но зато снабжены отогнутым зубом, который позволяет крепко удерживать скользкое тело актинии [57].

Paguropsis typica носит актинию *Mammilijera* на своей спине, подобно шляпе, и не имеет раковины. В других случаях ракообразное полностью покрыто сверху своей защитной ношей, что наблюдается, например, у *Cryptodromia pileifera* с Андаманских островов, партнер и сотрапезник которого— шапкообразная губка, хорошо умещающаяся на спине краба. Один из американских раков-отшельников, *Eupagurus pubescens,* имеет симбионтом колониального кораллового полипа из рода *Epizoanthus,* который по истечении известного времени растворяет защитную раковину брюхоногого и образует нечто вроде растяжимого чехла, обволакивающего тело рака.

Предостерегающая функция партнера. Подобное сожительство, несомненно, должно быть очень полезно более активному и беззащитному партнеру. Раки-отшельники, подобно другим ракообразным, частые жертвы хищников, что доказывается наличием их в желудках тригл и других рыб.

Кишечнополостные, наоборот, хорошо известны в качестве форм, крайне неприятных на вкус, будучи хорошо защищены от нападений большинства хищных животных ядовитыми стрекательными клетками, нематоцистами, действующими как микроскопические шприцы для подкожного впрыскивания. Вследствие этого рыбы, как правило, избегают кишечнополостных и не употребляют их в пищу. То же относится и к губкам.

Защитная роль такого симбиоза была экспериментально подтверждена Паультоном [509]. Маленькие кусочки актинии *Sagartia parasitica,* обычно избираемой для симбиоза раком-отшельником *Eupagurus hernhardus,* предлагаемые рыбам в бассейне, немедленно PI решительно отвергались томи особями, которые сначала ошибочно принимали эти кусочки за мясо —• обычную и привычную пищу. С другой стороны, как только в аквариум был брошен рак-отшельник, лишенный своей защитницы, «последовала дикая свалка, и рак был в одно мгновение проглочен».

Гарстанг указывает, что раки-отшельники в случае отсутствия симбиотического кишечнополостного часто попадаются в желудках трески и вахни, но что ему не известен ни один случай, когда в желудках этих рыб попался бы рак, сожительствующий с кишечнополостным [203]. Он приводит также любопытное наблюдение Эйзига, как осьминог *Octopus,* соприкоснувшись со жгучими клетками симбиотической актинии, немедленно отказался от нападения на рака-отшельника.

Сходные данные сообщают о губке *Suberites domuncula,* которая «полна кремневых игл, имеет сильный запах и неприятный вкус» и, как обнаружил Гарстанг, не поедается рыбами. Он пишет' «Мне ни разу не удалось заставить какой-либо вид рыб проглотить кусочек губки» [203], и добавляет, что не знает ни одной рыбы, способной извлечь рака-отшельника из его убежища. «Очевидно,— пишет он,—• что аллосематический метод защиты почти совершенен, поскольку он обычно не дает потерь от пробного поедания, связанного с обычной предостерегающей внешностью».

ПОСТОЯННЫЙ СИМБИОЗ КРАБОВ-ПАУКОВ С КИШЕЧНОПОЛОСТНЫМИ

Симбиоз между кишечнополостными и различными морскими животными, которые используют их в качестве дополнительной защиты, может иметь различные степени близости. К числу наиболее замечательных относятся случаи, когда активный партнер не носит на себе кишечнополостное, а использует его в качестве постоянного убежища. Хотя эта форма симбиоза менее тесна, чем формы, рассмотренные ранее, но именно к ней относятся некоторые из наиболее совершенных примеров комменсализма.

Томсон [621] изучал длинноногого краба-паука *Stenorhynchus phalangium,* который, по его словам, постоянно встречается в соседстве *Anemonia sulcata.* «Обычно краб располагается у стебля актинии так, чтобы быть более или менее спрятанным за щупальцами. Сверху видны только рострум и первая пара ходильных ног, тогда как четвертая пара ног может, вытянувшись назад, уцепиться за актинию. Но иногда, в особенности будучи потревожен, краб взбирается, пятясь, прямо под щупальцы актинии. А одна особь, самка, кладущая яйца, неоднократно забиралась под основание актинии так, что можно было видеть только верхушку рострума и конечности. Актиния не делает попыток схватить краба, но если краб умирает, то его тело вскоре поднимается и поедается актинией. Ясно, что краб хорошо защищен актинией, которая при тревоге не втягивает свои щупальцы».

Такой симбиоз — отнюдь не простая случайность; это доказывается тем, что когда крабов переносили на расстояние около метра, «они через некоторое время возвращались к своей актинии, проходя мимо актиний других видов, а также других предметов всякого рода, которые могли бы, вероятно, предоставить им убежище». Томсон в течение трех летних сезонов наблюдал 15 крабов, каждый из которых в большей или меньшей степени проявлял ту же тенденцию. Актинии также выигрывают от этого своеобразного сожительства, так как часть пищи, которую крабы находят и притаскивают, чтобы съесть ее под защитой актинии, выхватывается щупальцами этой последней из клешней краба и поедается.

ПОСТОЯННЫЙ СИМБИОЗ РИФОВЫХ РЫБ С КИШЕЧНОПОЛОСТНЫМИ

Сходную картину дает наблюдаемый среди коралловых рифов Малайского архипелага тесный комменсализм рифовых рыб сем. *Pomacentridae* с некоторыми крупными актиниями. Существование тесного сожительства между различными видами *Amphiprion* и *Premnas* и актиниями рода *Stoichactis,* среди жгучих щупалец которых рыбы находят убежище, известно уже много лет. Однако о характере этого сожительства было известно мало определенного, пока в 1930 г. не были опубликованы тщательные исследования Вервея [643], подтверждающие и расширяющие данные Слуйтера, относящиеся еще к 1888 г. [576].

[1] Близ Батавии, на Яве, Вервей нашел пять видов рифовых рыб — *Premnasbiaculeatus, Amphiprion ephippium, A.polymnus, A. percula* и *A. akallopisus,* — сожительствующих с актиниями. Из его интересных и поучительных наблюдений можно привести следующие.

Рифовые рыбы, очевидно, неспособны существовать без актиний, от которых целиком зависит их защита от хищников. Они малоподвижны и при отсутствии своих партнеров неспособны уберечься от нападений более активных хищных рыб, например *Lutianus, Epinephelus* и *Scorpaenopsis.* И Вервей и Слуйтер обнаружили, что в аквариуме, будучи лишены своих живых убежищ, рифовые рыбы немедленно ловились и поедались этими хищниками. С другой стороны, под защитой актиний они могут выжить в ограниченном пространстве аквариума, населенного этими хищниками, более месяца.

Не входя в детали, можно отметить, что в естественных условиях рифовые рыбы никогда не встречаются без своих актиний. Более того, различные виды рыб обнаруживают явное предпочтение к определенным видам актиний; так, например, *Amphiprion percula* всегда сожительствует с *Stoichactis kenti,* а *A. bicinctus (polymnus)* — с *S. haddoni* [554].

Инстинкт охраны и удержания территории в этом случае сильно развит, как и у многих птиц в период размножения. Как отмечает Вервей, при посещении рифов, как правило, обнаруживается, что каждая актиния или каждая группа близко расположенных актиний используется парой рыб — самцом и самкой. Эта пара никогда не удаляется далеко из-под защиты леса спасительных щупальцев, а неизменно держится близ актиний, на расстоянии 5—15 *см* в случае мелких особей и до нескольких метров в случае крупных, которым для поисков пищи требуется бо̀льшая территория.

При приближении врага рыбы ныряют в гущу жгучих щупалец, где они чувствуют себя, по словам Вервея, совершенно спокойно. Инстинкт поисков j-бежища у этих рыб выражен столь заметно, что они остаются лежать среди щупальцев или на ротовом диске актинии даже тогда, когда ее открепляют и вынимают из воды.

Нас в данном случае не интересуют выгоды, которые извлекают актинии из этого странного сожительства, хотя можно отметить мимоходом, что они сами в большей или меньшей степени зависят от рыб, доставляющих им пищу и заботящихся о них разными другими способами.

ГНЕЗДОВОЙ СИМБИОЗ МЕЖДУ ПТИЦАМИ И ЖАЛЯЩИМИ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫМИ

Ряд натуралистов указал, что в тропических странах Старого и Нового Света некоторые птицы строят свои гнезда в тесном соседстве с гнездами ядовитых и агрессивных перепончатокрылых насекомых — ос, шершней, пчел и муравьев.

Эти взаимоотношения при гнездовании между птицами и жалящими перепончатокрылыми были исследованы Майерсом в Южной Америке и в Вест-Индии. Этот иеследователь дал обзор

всего вопроса в чрезвычайно интересной статье, опубликованной в 1935 г. [434].

Повидимому, эти сожительства шире распространены и более постоянны, чем раньше предполагалось. Они известны в Америке, Африке, Азии и описаны у многих видов птиц из разных семейств. В некоторых случаях они носят тесный и очень закономерный, почти обязательный характер.

На основе собранных данных в настоящее время кажется совершенно ясным, что эти факты нельзя объяснить ни случайной близостью мест гнездования, ни «чисто случайным стадным инстинктом», но что птицы определенно выбирают места вблизи гнезд насекомых, на защиту которых они, повидимому, полагаются.

Как в этой, так и в более ранней работе [432] Майерс представил доказательства, показывающие, что птицы выбирают уже защищенные места. Например, если партнеры — осы, то первыми находят место для гнезда они, а не птицы. Приведем лишь один пример: «В дельте Ориноко вокруг гигантского гнезда осы *Polybia rejecta,* которое было не менее 60 *см* длиной и около 35 *см* в диаметре и, следовательно, имело значительный возраст, находилась колония кассиков *Cacicus cela,* состоявшая из 9 гнезд, большей частью еще строившихся, со многими еще зелеными веточками, и поэтому, очевидно, новая».

Факты близкого соседства на одном и том же дереве и на одной и той же ветке птиц и ос, когда рядом есть незанятые и удобные деревья, равным образом подтверждают мнение, что птицы преднамеренно ищут соседства ос. Из 15 колоний кассиков, наблюдавшихся Майерсом на Тринидаде, в Гвиане и на Амазонке [434], 12 были устроены в соседстве с гнездами ос или муравейниками. Иногда гнезда строятся так близко одно от другого, что птичье и осиное гнезда сталкиваются при порывах ветра [39]. Но осы, столь быстро нападающие на любого пришельца, не трогают своих соседей.

Из примеров, иллюстрирующих близость гнезд насекомых и птиц и показывающих, насколько птицы склонны пользоваться защитой, мы можем привести случаи, описанные Майерсом: «У Лигуанеи, на о-ве Ямайка, найдено гнездо медососа *(Coereba)* на очень колючей акации; птица насиживает; в радиусе около 60 *см* расположено не менее десятка гнезд ос *Polistes;* гнезда частью старые и покинутые; таким образом, колония ос—старая. В той же местности на дереве *Melicocca bijuga* гнездо *Coereba,* полностью окруженное 57 маленькими и средних размеров гнездами ос *Polistes.* Все гнезда ос населены так, что к гнезду птицы совершенно невозможно подойти. В обоих этих случаях на соседних деревьях совсем не было осиных гнезд. На островке Ла Гонаве, в Гаити, гнездо пищухи-медососа было расположено высоко в зарослях колючего мескита *(Prosopis juliflora),* причем гнездо

Polistes, единственное по соседству, висит примерно в 10 *см* от входа в гнездо птицы».

Что эти замечательные инстинкты гнездования связаны с потребностью в защите, косвенно доказывает состав перепончатокрылых, избираемых в качестве соседей. Дело в том, что избираемые виды ос, пчел и муравьев принадлежат, как правило, к наиболее ядовитым и злобным представителям группы, а именно к родам *Polybia, Polistes, Apis* и *Azteca.* Например, описывая осу *Polybia rejecta,* обычного компаньона кассика, Рау замечает, что «наиболее характерная особенность этих ос — их чрезвычайная склонность жалить» [534].

Майерс указывает также, что в тропиках огромное большинство мелких птиц прибегает к «высокому искусству прятать свое гнездо, с чем согласится каждый, кто отыскивал птичьи гнезда в тропическом лесу». Он обращает внимание на многозначительный факт, что наиболее часто живут по соседству с жалящими перепончатокрылыми именно те виды птиц, которые строят большие и заметные гнезда, которые трудно хорошо спрятать.

«Заслуживает также внимания,— пишет он,— что все 8 неотропических постоянных сожителей муравьев и ос и 5 из менее постоянных, как бы сознавая особую необходимость защиты своих заметных гнезд, применяют обычно (или во всяком случае часто) один из следующих способов дополнительной защиты: а) колониальное гнездование (кассик — *Caucus, Textor,* личинкоед — *Crotophaga);* б) гнездование вблизи жилищ человека *(Cacicus, Textor, Panyptila);* в) гнездование на изолированных деревьях над водой *(Cacicus, Fluvicola, Certhiaxis);* г) постройка гнезд, висящих на ветке *(Cacicus, Icterus, Rhynchocyclus);* д) гнездование на колючих кустах (пищуха-медосос — *CoegeЪa, Textor);* е) использование при постройке гнезд колючих ветвей *(Synallaxis);* ж) использование при постройке гнезд змеиной кожи *(Heleodytes, Certhiaxis)».*

Относительно рода кассиков *Cacicus* Майерс сообщает, что все найденные им колонии находились или на дереве, изолированном водой или болотом, или рядом с жильем, или в соседстве с жалящими перепончатокрылыми, или же имело место сочетание этих условий. Сходные наблюдения были сделаны Бибом [39], который пишет о выборе подходящего места для гнезда, которое с дополнительными предосторожностями строится либо около человеческого жилья, либо вблизи крупного осиного гнезда».

Взятые в целом, приведенные данные показывают, что птицы обладают весьма совершенным и своеобразным инстинктом, связанным с необходимостью защиты от врага; как мы видели, он имеет аналогию среди обитателей коралловых рифов, где роль покровителей беззащитных существ играют уже не жалящие насекомые, а стрекающие кишечнополостные.

ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩАЯ ОКРАСКА ДОБЫЧИ

Глава 14

ПРИРОДА И ФУНКЦИЯ ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩЕЙ ОКРАСКИ НА ПРИМЕРАХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

ЗАЩИТНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ДИКОБРАЗОВ

Обыкновенный дикобраз *(Hystrix cristata)* — хорошо известный обладатель мощных шипообразных игл, которые образуют колючий защитный наряд, покрывающий спину, бока и хвост животного. Хотя дикобраз ведет строго ночной образ жизни, белизна игл, которые способны веерообразно растопыриваться очень характерным образом, делает животное заметным и в темноте. Более того, Пококк [477] сообщает, что поведение дикобраза ночью при поисках пищи резко отличается от поведения большинства ночных животных. Вместо того чтобы соблюдать при движении тишину, дикобраз, как будто нарочно, шумит возможно сильнее, потрясая хвостовыми иглами, специально измененными для того, чтобы издавать треск, и громко, хрипло хрюкая, так что и шум хвоста и хрюканье слышны на значительном расстоянии. В другой работе [478] Пококк пишет о дикобразах: «...Никто из видевших их в сумерках не будет оспаривать, что белизна игл делает их заметными. Вдобавок, дикобразы трещат, хрюкают, топают и как бы рекламируют себя всеми имеющимися в их распоряжении средствами. Иметь дело с этим животным крайне неприятно». Убедительное косвенное свидетельство в пользу последнего утверждения дает наблюдение, которое показывает, что дикобраз *Hystrix galeata* может защитить себя от самых страшных врагов. Ловеридж [362] осматривал почти совершенно взрослого леопарда, забравшегося в одну хижину в Тиндиге и там застреленного туземцем. Он говорит: «Леопард был в самом ужасном состоянии и весь покрыт болячками. Из одной болячки я извлек обломок иглы дикобраза. На шее леопарда был струп длиной 30 и шириной *5 см в* самом широком месте, покрыт твердой засохшей коркой. Вероятно, эту рану нанес себе сам леопард, извлекая из кожи оставшиеся в ней обломки игл».

Способ нападения дикобраза был описан Питменом [472] на основании собственного очень неприятного опыта. Он стоял

в нескольких метрах от дикобраза, только что вырытого из норь и разговаривал с юношей, участвовавшим в поимке, когда вн< запно получил страшный удар по голени, едва не сбивший ег с ног. Животное, весившее свыше 11 *кг,* бросилось назад с быстрс той молнии, направив тело так, чтобы нанести удар пучком крех ких белых игл над хвостом. Действенность этого способа защит: оказалась очень значительной. Впечатление было такое, «ка если бы я получил жестокий удар топорищем или толстой дере вянной дубиной. К счастью, на мне в это время были надет] толстые ботинки, краги и две пары носков, но все женескольк игл проникло более чем на сантиметр в мою ногу, и боль некоторо время была просто невыносимой. В течение нескольких дней мо, нога была очень твердой и болела, и более двух недель болыпа; царапина напоминала мне об этом происшествии».

При нападении собаки дикобраз, вместо того чтобы отступать поворачивается и бросается на врага задом, оставляя в *ег<* теле несколько игл, чтобы отучить его от дальнейших напа дений.

При одной из таких схваток, наблюдавшейся Моррисом [415], преследуемый дикобраз встретил нападение собаки, внезапно остановившись перед ней. Несчастное животное опрометчиво прыгнуло сразмаха прямо на спину своего колючего противника, «который затем спокойно отправился своей дорогой, оставив собаку, всю утыканную иглами».

Помимо способности хорошо сражаться, дикобраз сходен с другими хорошо защищенными животными своей необычайной живучестью. Ловеридж говорит, что дикобраз не погибает от ран, которые были бы смертельными для любого другого животного, и описывает, как один дикобраз с головой, простреленной пулей калибра 5,5 *мм* и считавшийся мертвым, неожиданно вогнал четыре иглы в ладонь туземца.

У канадского древесного дикобраза *(Erethizon)* нет хвостовой погремушки, но животное хорошо заметно, когда его иглы подняты, и, быть может, в качестве добавочной защиты, «обладает сильным и неприятным запахом, напоминающим крепкий запах человеческого пота» [478]. Бразильский древесный дикобраз *(Coendu)* также обладает неприятным запахом, который был описан Кингсли: «Мы не раз чувствовали резкую и отвратительную вонь, как бы концентрат запаха давно немытого человеческого тела, исходившую от этого своеобразного животного, дикобраза с цепким хвостом, который всю ночь бродит по вершинам деревьев и весь день спит на них, в случае опасности испуская свой ужасный запах. Вероятно, он или его предки нашли, что это хорошая защита, так как ни один ягуар или тигровая кошка, по всей вероятности, не решится иметь дело с такой гадиной, притом сплошь покрытой острыми иглами» (см. [478]).

ЗАЩИТНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ КУНЬИХ

У некоторых куньих также обнаруживается сочетание бросающегося в глаза одеяния с надежными средствами защиты. Окраска и образ жизни этих животных были освещены в интересной работе Пококка [478], которому я обязан многим фактами, приводимыми ниже.

Американские скунсы *(Mephitis, Conepatus* и *Spilogale)* знамениты отвратительным и устойчивым запахом жидкости, которую они выбрызгивают из своих желез, подвергшись нападению. Ведя ночной образ жизни, они бродят в сумерках в поисках насекомых и других мелких животных, составляющих их пищу. Они двигаются спокойно и беззаботно, как бы сознавая свою зпособность к самозащите. Еще в 1874 г. Белт [451 описывал бросающуюся в глаза черную и белую окраску скунса, который «беззаботно бродит, держа кверху свой белый хвост как сигнал, предупреждающий о возможости неприятных последствий в случае приближения.

Касаясь средств защиты *Mephitis,* Гудсон [276] говорит о запахе, «после которого растертый чеснок кажется лавандой; он терзает обонятельные нервы и, кажется, распространяется на весь организм, вызывая такую тошноту, в сравнении с которой морская болезнь может показаться приятным ощущением». Своей «газовой атакой» вонючка может защититься от сильных птиц, например бразильской каракары или каранчо *(Polyborus tharus),* если они по ошибке бросятся на нее. Гудсон дает забавное описание поведения собак в присутствии вонючки. Однажды лунной ночью он вышел из дома, чтобы проведать дюжину своих спящих собак. Когда он стоял там, появилась вонючка и неторопливо пошла к нему, «проходя между собаками. Собаки, мимо которых она проходила, одна за другой подымались и, поджав хвост, отходили прочь».

Южноафриканская зорилла *Ictonyx* — другой представитель семейства куньих, черный, с широкими, бросающимися в глаза белыми продольными полосами на спине. Будучи потревожена, она увеличивает свою заметность, подымая волосы дыбом, размахивая пушистым белым хвостом, издавая пронзительные вопли гнева и выбрызгивая невыносимо пахнущий едкий секрет анальных желез. Версфельд сообщил мне о любопытном наблюдении, свидетельствующем, что это животное действительно обдуманно демонстрирует себя врагу, всячески используя белые предупреждающие полосы на спине. Несколько человек во время прогулки внезапно набрели на зориллу. При первом взгляде животное казалось мертвым: оно лежало на боку, спиной к проходившим, вытянув ноги. Но когда, пройдя мимо, они оглянулись, то заметили, что животное перевернулось так, что его спина снова

была обращена к ним. Заинтересовавшись, они обошли вокрлг животного, делая вид, что не обращают на него внимания, и, снова оглянувшись, увидели, что зорилла еще раз перевернулась н опять лежала, повернувшись к ним своей полосатой спиной. Они повторили обход два или три раза, и каждый раз животное переворачивалось, подставляя взглядам свое бросающееся в глаза черно-белое предостерегающее одеяние.

Другим предостерегающе окрашенным представителем этого семейства является теледу *(Mydaus)* из Индо-Малайской области. Он имеет черно-бурую окраску с одной белой полосой, идущей от темени вдоль спины к хвосту. Подобно скунсу и зорилле, он ведет ночной образ жизни, медлителен в движениях и в основном насекомояден; подобно этим животным, он обладает железами, выделяющими отвратительно пахнущую жидкость. Это вещество столь омерзительно, что Хорсфильд (см. [478]) замечает: «Вся окрестность деревни была заражена запахом раздраженного теледу, а в непосредственной близости к месту разряда вонь была столь невыносима, что вызывала у некоторых людей обморок».

У рателей, или медоедов, Индии, Аравии и Африки *(Mellivora)* спина и голова иногда белые, но, как правило, имеют серо-стальной цвет, тогда как морда, ноги и нижняя поверхность тела совершенно черные. Эти животные тоже защищаются, выбрасывая из анальных желез удушливую жидкость. Кроме того, в случае нападения они отчаянно отбиваются и чрезвычайно живучи. По Склэтеру, африканский вид очень трудно убить, «...это можно сделать, как говорят, только раздробив череп или пронзив сердце».

Другим животным, окрашенным примерно так же, как медоед, является гризон *{Grison furax)* из Южной Америки. Верхние части тела и головы имеют серую окраску, а брюхо и ноги — черную, тогда как поперек лба и по сторонам головы, где встречаются серый и черный цвета, проходит заметная белая полоса. Сражаясь или будучи потревожены, они испускают неприятный запах.

Утверждают, что это животное чрезвычайно дико, бесстрашно и является очень опасным противником. Оно сидит, «скаля зубы и щелкая зубами на прохожих, с таким выражением морды, которое Гудсоп описывает как «сверхъестественно злобное и кровожадное».

Европейский барсук *(Meles meles)* имеет сходную окраску тела, серую сверху и черную снизу, с белой головой и широкой черной полосой по обеим сторонам морды, идущей от ее конца к ушам. Барсук также обладает пахучими железами; его движения медлительны и спокойны, поведение бесстрашно. Он отчаянно защищается и исключительно живуч.

ИНСТИНКТЫ И ХАРАКТЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ АПОСЕМАТИЧЕСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Если разобрать теперь биологию грызунов и хищников, рассмотренных нами в этой главе, то мы увидим у них некоторые общие признаки, которые проливают добавочный свет на сущность и действие предостерегающих окрасок.

Во-первых, окраска их такова, что животные крайне заметны в природных условиях. Это обусловлено использованием черной с белым или темной со светлым окраски, причем ее светлые части особенно важны для животных с ночным образом жизни. Эффективность окраски, несомненно, усиливается благодаря «перевернутому> расположению темных и светлых областей, ибо, в отличие от большинства млекопитающих, они имеют светлую спину и темное брюхо. Такое распределение цветов прямо противоположно обычному типу окраски, при котором падающий сверху свет, соответственно принципу противотени, нейтрализуется более темной окраской спины, тогда как тени внизу скрадываются светлой окраской брюшной стороны.

Вторым и, быть может, наиболее поразительным свойством является наличие страшного и мощного способа защиты с помощью игл или зловонной жидкости, которые делают этих животных почти неуязвимыми для нападения.

Наконец, с предостерегающей окраской и мощными средствами защиты связан ряд признаков и инстинктов, подкрепляющих вывод, что апосематическим животным выгодно быть замеченными и опознанными как можно скорее и легче. Выходя за кормом, они, как правило, медлительны и неторопливы в движениях; они привлекают внимание; их поведение бесстрашно и беззаботно; они ведут себя так, как будто их не очень пугает нападение хищника.

Отсутствие инстинкта затаивания у молодых животных является еще одной чертой, связанной с малой уязвимостью. Относительно гризона *(Grison furax)* Гудсон [276] пишет: «Однажды я застал самку гризона в то время, когда она переносила своих детенышей на новое место. Когда она была принуждена покинуть их, испуская пронзительные вопли гнева и тоски, малыши тоже стали жалобно пищать своими пронзительными голосами и двигаться по кругу, не делая ни малейшей попытки убежать или спрятаться, как сделали бы молодые птенцы». Бельт [45] сообщает о бесстрашии маленьких скунсов следующее: «Нам встретилось лишь одно животное — черно-белый скунс с детенышем, следовавшим за ним. Мать быстро взбежала по скалистому склону, а отставший от нее малыш пошел по направлению к нам. Он был очень красив со своим снежнобелым хвостом, лежащим на черной спине. Однако мы побоялись тронуть его, опасаясь как бы у этого юного создания не оказалось запаса зловонной жидкости».

В случае тревоги или нападения действие апосематической окраски усиливается особыми предостерегающими или угрожающими демонстрациями, в том числе подыманием гривы на спине, кажущимся увеличением размеров благодаря ощетиниванию волос на всем теле, демонстрацией спинных полос, поднятием кверху хвоста и т. д. Кроме того, эти демонстрации сопровождаются предостерегающими звуками — треском игл, хриплым хрюканьем или пронзительными воплями и топотом ног.

Следующим характерным свойством этих животных, имеющим важное значение для носимой ими апосематической одежды, является их отчаянное сопротивление при обороне, их упорство и исключительная живучесть, если они ранены. Бросающаяся в глаза внешность не только приковывает внимание, но и провоцирует нападение врага, еще не испытавшего, как неприятны последствия такого нападения. Хищные враги должны быть научены горьким опытом, и очевидно, что для скунса, зориллы или дикобраза жизненно необходимо иметь такое телосложение, чтобы, проучив врага, они могли и сами выжить после его нападения. Если эти соображения правильны, то нам следует ожидать, что такие животные окажутся агрессивными, бесстрашными, упорными и живучими; мы уже отмечали эти свойства дикобразов, медоедов, гризонов и барсуков. Пококк сообщает о барсуках следующее: «Обороняясь, они чрезвычайно упорны и опасны, обладая исключительно сильными челюстями, толстой, в высшей степени эластичной и просторной шкурой и удивительной живучестью». Этот же автор пишет о медоеде: «Шкура не только очень толста, но и очень просторна, так что животное, будучи схвачено почти за любое место, может извернуться и укусить нападающего».

Интересно еще одно обстоятельство, относящееся уже не к врагам этих бросающихся в глаза животных, а к их пище. Весьма примечательно, что их образ питания исключает всякую выгодность маскировочной окраски. Им не нужно проворство, необходимое для поимки осторожных птиц и млекопитающих. Дикобразы полностью растительноядны, а скунсы питаются мелкими наземными позвоночными и насекомыми, и, согласно Мерриэму (см. Пококк [478]), вонючка {*Mephitis)* в OGHOBHOM насекомоядна. Пища зориллы сходна с пищей скунса; теледу питается главным образом насекомыми и червями; медоеды всеядны, но предпочитают мед; питание гризона, согласно Пококку, «смешанное», точно так же, как и питание барсука, который, однако, отдает большее предпочтение растительной пище. Короче говоря, образ питания и средства защиты у этих животных таковы, что они не нуждаются в маскировке ни для нападения, ни для обороны. Как можно заметить, они в этом отношении прялю противоположны другим хищным, вроде оцелота, рыси, леопарда, тигра и вообще кошачьих, окрашенных криптически, ибо последние питаются добычей, к которой надо подобраться незаметно.

Наконец, заслуживает внимания малый размер наружного уха у этих апосематических животных — признак, подтверждающий, что они почти не боятся врагов. Этим они резко отличаются от таких большеухих животных, как фенек и тушканчик, которым слух очень важен для охоты или для обнаружения врага.

Все эти категории фактов подтверждают мысль, что предостерегающие признаки приспособительны; другими словами, что они представляют ценность для их обладателей. Свойства, которые мы обсудили, совершенно естественно встретить у видов, обладающих специальными средствами защиты от нападения хищных врагов. Именно таким животным демонстрация нужна и выгодна, поскольку они обладают средствами защиты, которые, если они известны хищнику, действенно предотвращают нападение; если их во-время увидели и опознали, то, как правило, их уже не тронут.

ЗАЩИТНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЕЖЕЙ II ЗЕМЛЕРОЕК

Этот взгляд подтверждается параллельным рядом примеров из третьей, притом совершенно неродственной группы млекопитающих, а именно насекомоядных. Вопросом о внешности и образе жизни землероек и ежей в связи с проблемой предостерегающей окраски занимался Пококк [481]. По аналогии с дикобразами, он пришел к заключению, что ежи «с их защитным вооружением, состоящим из густых игл», относятся к категории животных, выставляющих себя напоказ. Баррет-Гамильтон указал, что многие экзотические виды, например египетский *Erinaceus aethiopicus* и южноафриканский *E. frontalis,* живущие в областях, где потенциальные враги многочисленнее и разнообразнее, чем на Британских островах, имеют более светлую окраску, чем британские особи. Белый цвет особенно выражен на участках тела, заметных, когда животное охотится, т. е. на лбу и по обеим сторонам головы. Именно этот тип окраски и повышает заметность ночного животного. Другие предостерегающие свойства, во всяком случае у британского *E. europaeus,*— это способность испускать неприятный запах и шумное демонстративное поведение во время ночной охоты.

Сведения, сообщенные Моффатом Баррет-Гамильтону [21], дают представление о поведении ежа ночью. «Он так отчаянно фыркает и шуршит среди сухих листьев и травы, что это было бы величайшим безрассудством для любого другого небольшого животного. Ежа легко опознать, я думаю, на расстоянии 30—40 л по производимому им постоянному шуму, который указывает нам не только, где шумят, но и ктошумит>. Баррет-Гамильтон говорит

также, что, по Гудсону, индийский *Erinaceus collaris,* будучи раздражен, фыркает, а если его внезапно тронуть, то он сокращает кожные мышцы так, чтобы направить вперед свои иглы, издавая в то же время звук, напоминающий шипение струи воздуха, выходящего из мехов». Такой образ действий позволяет сразу же причислить ежа к той же биологической категории животных, что и дикобраз.

Можно возразить, что филины, барсуки, лисицы и зориллы способны, по крайней мере иногда, справиться с ежом; хорошо обученная собака может победить его оборонительное вооружение «ценой окровавленного носа и основательно исколотых лап». Но, как указывает Пококк, если этот довод использовать в качестве аргумента против теории предостерегающей окраски, он логически должен быть использован и в качестве довода против теории защитного значения колючего вооружения. А такой взгляд нельзя поддержать, так как хотя иглы и не действительны против некоторых врагов (вероятно, лишь тогда, когда последние очень голодны), они, несомненно, обычно служат защитой от собак, крыс и других животных, точно так же, как иглы дикобраза отражают нападения льва и леопарда.

Индо-мэлайский большой крысиный еж *Gymnura rajjlesii,* принадлежащий к тому же семейству, что и европейский еж, хотя и не имеющий игл, относится к той же категории животных, выставляющих себя напоказ. Пококк показал, что здесь снова белая и черная окраски расположены так, чтобы обеспечить заметность после наступления темноты, когда животное отправляется на охоту; оно обладает и пахучими железами.

Изучение экологии землероек приводит нас к заключению, что они, вероятно, тоже относятся к категории животных, выставляющих себя напоказ. Хотя по этому вопросу необходимо собрать побольше данных, кажется несомненным, что землеройки крайне несъедобны для многих животных. Правда, их едят совы. Но кошки, хотя и часто убивают их. не выносят вкуса этих животных, может быть, из-за сильного мускусного запаха. Это мнение подтверждается образом жизни землероек и частыми находками их мертвых тел. В Англии, особенно осенью, можно часто видеть мертвых землероек. Ловеридж [362] в своих заметках о восточноафриканских млекопитающих отмечает, что название землеройки на языке суахили связано с широко распространенным повернем, что если землеройка попытается перейти через тропинку или дорогу, она немедленно упадет мертвой. Легенда эта явно изобретена для объяснения частых находок мертвых землероек на дорогах. «Настоящая причина их смерти,— говорит Ловеридж,— это генетты и мангусты, которые, обнаружив отталкивающий запах своей жертвы, оставляют ее нетронутой». Любопытно, что трупы полевых мышей и полевок встречаются

редко. Более того, поведение землероек резко отличается от поведения мелких грызунов, так как, передвигаясь, они не только не соблюдают тишину, но «часто испускают пронзительные крики».

Хорошо известны сила запаха индийской серой мускусной землеройки *(Crocidura coerulea)* и ее обыкновение пищать, странствуя в сумерках. Суайно [6061 описывает китайскую форму, название которой — «чих-у» — дано за характерный похожий на звякание монеты звук, который она издает, бродя по ночам. Кеннингем [127] дает чрезвычайно интересное сообщение об образе жизни этого животного в Индии, частично цитируемое Пококком [481]. В этом сообщении особенно интересны следующие отрывки, которые, как говорит Пококк, «полностью доказывают, что эти землеройки хорошо защищены и выставляют себя напоказ». «В Индии каждый знаком с крупными мускусными землеройками или «мускусными крысами», которые постоянно вторгаются в дома и оставляют неприятное доказательство своего пребывания в виде всезаглушающего и всепроникающего мускусного запаха. Эти существа всегда выглядят странно; особенно необычна их внешность, когда они поздними сумерками бегают по саду: их бледные голубовато-серые шкурки кажутся намазанными светящейся краской и ясно выделяются среди окружающей полутьмы. Вскоре после захода солнца они выходят и деловито бегают под кустами и среди высокой травы, постоянно испуская пронзительные визгливые крики... они бесстрашно посещают комнаты... Забравшись туда, они обычно бегают вдоль стен, ссорясь и визжа по дороге... Если их не трогать, они совершенно безобидны... Но если их как-нибудь потревожить или затронуть во время их беготни, воздух сразу наполняется невыносимым запахом мускуса, который пропитывает все, с чем они только могли соприкоснуться. Этот запах, невидимому, так же неприятен для большинства собак, как и для человека, и является, несомненно, очень действенным средством защиты. Многие собаки хотя и гоняются за мускусными землеройками, решительно отказываются их тронуть».

Выше я пытался дать на примере млекопитающих ясное представление о типе комбинированного снаряжения, как защитного, так и демонстративного, характерном для предостерегающе окрашенных животных. Моей задачей было подвести к концепции, на которой основывается теория предостерегающей окраски. Мы видели, что в трех различных отрядах, а именно грызунов, хищных и насекомоядных, некоторые представители отличаются по внешности, образу жизни и экологии от других представителей своих отрядов и в то же время походят друг на друга тем, что обладают: во-первых, защитными приспособлениями (например, колючими доспехами, зловонной секрецией, угрожающим поведением, живучестью и несъедобностью), которые делают их

...риятнылш в качестве добычи и поэтому ...но-
сительно мало подверженными нападениям, в случае если они
...регающими свойствами (например,
...

владельца.

Теперь необходимо ...

который во... будить... пункты этой теории, против
которых возражали критики.

Глава 15

ЗАЩИТНЫЕ СВОЙСТВА АПОСЕМАТИЧЕШШХ ЖИВОТНЫХ ВООБЩЕ

Из того, что было сказано выше по этому вопросу, ясно, что теория предостерегающей окраски по существу опирается на три категории доказательств, а именно:

1. Наличие предупреждающих свойств, которые делают животное заметным и легко опознаваемым в его естественном окружении. Эти свойства могут носить характер, например, яркой окраски, бросающейся в глаза расцветки, открытого или дневного образа жизни, демонстративных поз и движений, предостерегающих звуков и запахов.

2. Обладание каким-либо неприятным или опасным свойством (яд, способность к активной обороне, отталкивающий запах, выделение неприятных веществ, колючая одежда, волосистые покровы или какое-нибудь другое свойство, делающее животное относительно непривлекательным и неприятным на вкус для его потенциальных врагов).

3. Допущение, что различные потенциальные враги выучиваются избегать неподходящей жертвы, что если хищник узнает на опыте опасные качества данного животного, то впредь он, увидев и опознав это животное, оставит его в покое, и что поэтому заметность, приводящая к немедленному опознаванию, имеет жизненно важное значение для ее обладателя.

Первое из этих положений было разобрано в предыдущем разделе. Теперь нам нужно рассмотреть данные, относящиеся ко второму пункту. Здесь необходимо коротко описать различные категории свойств, которые обусловливают несъедобность различных животных; выяснить, существует ли в природе у насекомых и других животных та связь между окраской и съедобностью, которая требуется теорией, и изучить доказательства, что эти так называемые защищенные виды действительно непривлекательны для врагов и избегаются ими.

Действенность защитных свойств, вроде яда, отталкивающего запаха или вкуса, которыми, как полагают, обладают многие животные с заметной внешностью, все еще является предметом, о котором ведутся большие споры. МакАти [377] и некоторые другие отрицали, что такие формы действительно «несъедобны» или избавлены от нападений в той мере, в какой этого требует теория предостерегающей окраски.

Когда А. Р. Уоллес, крупнейший натуралист и исследователь, впервые выдвинул свою ныне хорошо известную теорию для

объяснения заметных окрасок гусениц, его мысль основывалась на предположении, тогда еще почти не подкрепленном фактическими доказательствами, что такие гусеницы защищены своей несъедобностью и что птицы не употребляют их в пищу. Возражения, что объяснение Уоллеса покоилось на недостаточных данных, хотя и были верны в свое время, не обесценили самую теорию; с другой стороны, эта критика стимулировала накопление таких данных.

Опыты, проделанные Вейром [657], Бутлером [73], Вейсманом [658] и Паультоном [494], в общем подтвердили предположение Уоллеса. Впоследствии этот вопрос привлек большое внимание. Были произведены многочисленные опыты и наблюдения, в частности Паультоном [496, 505] и Пококком [482] в Англии; Маршаллом [395] в Африке; Финном [171] в Индии; Джеддом [297] и Притчет [529] в Америке. Большое накопление данных, собранных в ходе работ этих исследователей, поставило теорию предостерегающей окраски на прочную фактическую основу и распространило ее применение на широкий круг животных.

В течение нескольких последних десятилетий было произведено огромное количество наблюдений в природе и опытов над пойманными животными для дальнейшей проверки теории в отношении различных типов хищника и добычи. Среди этих исследований можно упомянуть работы Карпентера [79], Каррика [88], Котта [111, 112, 116], Джонса [290/291, 292], Клюйвера [313], Майерса [433], Филлипса [469], Паультона [516] и Суиннертона [609]. Теперь установлено с несомненностью, что многие апосематические насекомые и другие животные крайне неприятны на вкус, в противоположность формам неапосематическим и в особенности критическим, которые жадно поедаются различными хищниками. Фактический материал очень обширен, и я могу лишь попытаться дать краткий обзор этих фактов, поскольку они относятся к определенным группам животных.

Мы должны здесь коснуться значения терминов «невкусный» и «несъедобный» в применении к апосематическим животным. Необходимо подчеркнуть, что несъедобность относительна. Съедобность или несъедобность насекомого никогда не бывает абсолютной. Она зависит от взаимодействия многих факторов, например от вида насекомоядного врага, от его прошлого опыта в отношении поедаемых животных, от силы памяти и способности распознавания, от степени его насыщенности в данный момент, от относительного обилия или доступности других видов пищи, а также от пищи, доступной в данный момент. Все эти причины независимо друг от друга влияют на вкусы животного и постоянно изменяют состав его пищи в соответствии с обстоятельствами. По этой причине сомнительно, можно ли какой-нибудь вид, как бы он ни был хорошо защищен, считать во

всякое время и при всяких условиях застрахованным от нападения.

Известно много примеров, в которых защитные средства и сочетающаяся с ними предостерегающая окраска действительно неэффективны против некоторых врагов. Но это отнюдь не означает, что они вообще не приносят пользы данному виду. Например, в случае жалящих перепончатокрылых, обороноспособность которых во всяком случае не может оспариваться, шмели, пчелы и осы, как известно, поедаются мухоловками, щурками и другими птицами. Я видел в Пернамбуко, как ящерица *Ameiva* схватила и после долгих манипуляций проглотила большую и очень страшную черную роющую осу из сем. *Pompilidae.* Сходным образом, как уже упоминалось, муравьи имеют многочисленных специализованных врагов. *Urocentron azureum,* редкая и красивая чер^но-зеленая ящерица из сем. *Iguanidae* с острова Марахо, лежащего в устье Амазонки, питается главным образом одним видом древесных муравьев. Также поступают и различные восточноафриканские древесные лягушки. Разные гусеницы, защищенные покровом из острых игл или жгучих волосков, составляют важный элемент питания некоторых специализованных птиц, например кукушек.

Конечно, совершенно очевидно, что разные группы животных сильно отличаются по своим вкусам и предпочтениям. Таким образом, определенный тип добычи не одинаково приемлем для разных врагов. Например, Пококк [482] показал, что жуки жужелицы, например *Carabus violaceus, Pterostichus niger* и *P. madidus,* охотно поедаются птицами (*Gampsorhynchus, Thamnobia,* шалашником —*Chlamydera,* черной танагрой и серебряным фазаном — *Gennaeus),* но отбрасываются с видимыми признаками неудовольствия млекопитающими (мартышкой, полосатым мангустом, белохвостым мангустом). Наоборот, разные яркие бабочки, как, например, медведица *Hypocrita facobaeae,* кажутся менее несъедобными для млекопитающих, чем для птиц. Имеются различия во вкусах и между другими группами насекомоядных, например ящерицами, лягушками и хищными насекомыми, а также и между отрядами в пределах этих групп. Так, хорошо защищенные бабочки *Acraea,* несомненно, пользующиеся почти полным иммунитетом к нападениям, поскольку их не трогают даже столь неразборчивые хищники, как богомолы, все же поедаются хищными ктырями *(Asilidae)* [395].

Далее, как показал Суиннертон [609], съедобность той или иной добычи меняется и для данного вида хищника. Многое зависит от того, насколько хищник голоден. «*Amauris* или *Acraea* обычно неприемлемы для насекомоядных хищников, но они ни в коей мере не «несъедобны». При соответствующей активности кишечника они могут оказаться приемлемыми для любого из этих хищников».

Отсюда следует, *что* относительное обилие или редкость съедобных насекомых меняет пищевые предпочтения насекомоядных животных. Голод заставляет животное есть и невкусную пищу. Если нет излюбленной пищи, принимаются за менее подходящую. Именно в связи с этим Паультон обратил внимание на антагонистический принцип, который ограничивает использование несъедобности в качестве средства защиты. Он говорит: «Этот способ защиты для своего успешного осуществления требует наличия и относительного обилия других съедобных форм; иными словами, его применение должно быть строго ограничено» [494]. Однако вряд ли справедливо утверждение некоторых критиков теории предостерегающей окраски, что любая добыча, которую только можно употребить в пищу, съедобна в одинаковой мере и что нет никаких различий в степени съедобности.

Я указал на эти положения, поскольку они отвечают на критические замечания противников теории, которые пытаются опровергнуть ее, приводя примеры некоторых хищников, нападающих случайно или постоянно на апосематических животных. При этом совершенно не учитывается относительная безопасность от нападений врагов, которой явно пользуются апосематические формы.

В нашем предшествующем рассмотрении вопроса мы говорили об апосематических животных преимущественно в аспекте окраски и внешнего вида. Мы теперь обратимся к действительным свойствам, с помощью которых такие формы в большей или меньшей мере защищены от хищников. Ради большей ясности я разграничил и разобрал в отдельности различные зрительные, звуковые и другие предупреждения о действительных или мнимых неприятных свойствах, а также и сами эти свойства. С экологической точки зрения, мы встречаем здесь две категории явлений. Первую из них составляют психологические предостережения, рассчитанные на предотвращение нападения; вторую — физические средства отражения нападения.

ЯДЫ

Быть может, наиболее специализованным и действенным из всех средств защиты является употребление яда. Токсические свойства развиты у многих очень различных животных и часто связаны с предостерегающей окраской. Многие рыбы обладают ядовитостью, которая чрезвычайно эффективна в качестве средства защиты против врага. В некоторых случаях, например у шипохвостых скатов *(Trygon),* скатов-орляков *(Aëtobatis),* видов *Thalassophryne* и морских драконов *(Trachinus),* развиты настоящие ядовитые железы в сочетании со специально модифицированными Колючками или лучами плавников, действующими как оружие, способное нанести 'врагу болезненные уколы и в то же время

отравить рану ядом. В других случаях, как, например, у иглобрюха *(Tetrodon),* ядовитыми веществами пропитаны ткани. Многие виды, принадлежащие к этим группам, одеты в предостерегающий наряд.

Я уже упоминал о мелких ядовитых рыбках из рода *Plotosus.* О силе яда *Plotosus arab,* молодые особи которой окрашены в багрово-коричневый и яркожелтый цвета, «немного напоминая шершня, но с продольными, а не с поперечными полосами», можно судить по сообщению Алькока о ране, котор} ю нанесла ему в палец рыбка длиной около 7 *см* и из-за которой он на несколько дней утратил способность владеть рукой[2]. Маленький ядовитый морской дракон *(Trachinus vipera)* хорошо известен своей бросающейся в глаза интенсивно черной предостерегающей полосой на спинном плавнике—единственной части рыбы, выставленной наружу, когда она лежит, зарывшись в песок. Укол этой рыбы вызывает столь острую боль, «что известны случаи, когда рыбаки из-за невыносимых страданий пытались броситься за борт» [446]. Интересно отметить наблюдение Гарстанга, что хотя мелкие рыбы, как, например, рыба-лира *(Callionymus lyra),* обычно поедаются триглами, морские драконы никогда не обнаруживаются в их желудках. Этот факт подтверждает мнение, что черный спинной плавник способствует опознаванию и действует как сигнал опасности.

Бросающиеся в глаза оборонительные сосочки, вооруженные батареями жгучих нематоцистов, составляют сходное средство защиты против естественных врагов у некоторых голожаберных брюхоногих, например у оранжевой *Carolina farrani* [496]. Эти батареи столь эффективны, что рыбы, как выяснилось, охотнее едят заключенных в раковину моллюсков, например *Margaritifera,* долгое время пролежавших в формалине, чем свежих особей голожаберного *Chromodoris* [121].

Неприятные качества актиний уже рассматривались выше. Здесь необходимо привести только наблюдение Рейгарда, что вкладывание в рот рыбке, даваемой в качестве корма хищной рыбе *Lutianus griseus,* щупальцев актинии *Cassiopea* всегда заставляло хищника воздержаться от поедапия, хотя эту же рыбку, даже после хранения в формалине или обработки хинином либо красным перцем, тот же хищник поедал безотказно [538].

Ядовитые жала шершней, ос, пчел, шмелей и многих муравьев слишком хорошо известны, чтобы их было нужно описывать здесь. Хотя эти насекомые имеют много специализованных врагов, которые поедают их, несмотря на их жала, несомненно, что здесь мы видим оборонительное оружие, с которым должен считаться любой хищник и которое в общем чрезвычайно эффективно. Фольсом установил, что для некоторых птиц, например для утят, поедание пчел смертельно [178]. Обыкновенная жаба *(Bufo bufo),*

лакомящаяся острыми, пряными блюдами вроде муравьев и жужелиц, однажды получив урок, никогда больше не трогает пчелиные рои [146].

Животные, которых мы рассмотрели, обладают ядовитыми железами с аппаратом в виде игл или жал для поранения и отравления врага. К несколько иной категории относятся животные, часто не менее опасные, ткани или покровы которых ядовиты. Многие иглобрюхи *(Tetrodontidae)* обладают заметной окраской и имеют ядовитое мясо, несомненно делающее их более или менее несъедобными.

То же приложимо и ко многим амфибиям, и в особенности к видам с предостерегающей окраской, например к огненной саламандре *(Salamandra maculosa),* краснобрюхой жерлянке *(Bombinator igneus),* узкоротой лягушке *Phrynomantis bifasciata,* пятнистой древеснице *(Dendrobates tinctorius)* и др. Секреты их кожи очень действенны в качестве средства защиты [113]. У таких форм яд может оказать практический эффект лишь в том случае, если они взяты в рот или укушены,— событие часто более фатальное для хищника, чем для жертвы. Например, крайне маловероятно, чтобы собака могла когда-либо съесть страшную жабу-агу *(Bufo marinus).* Но многие собаки, у которых хватило неосторожности произвести попытку такого рода, поплатились за нее жизнью. Нобль [445] отмечает, что яд этой жабы, один из наиболее опасных ядов амфибий, часто губит собак.

СЕКРЕТЫ

Раздражающие или отталкивающие секреты составляют более или менее мощные средства защиты многих животных, принадлежащих к совершенно неродственным группам. Среди насекомых божьи коровки выделяют из пор вокруг сочленения бедра и голени маслянистую жидкость янтарного цвета о неприятным запахом. Эта жидкость и придает божьим коровкам, невидимому, чрезвычайно неприятный вкус. Сходными свойствами обладают и некоторые виды листоедов. Жужелицы, в особенности более крупные представители семейства, тоже более или менее неприятны на вкус, ибо многие виды выделяют из конца брюшка неприятную едкую жидкость. У так называемых жуков-бомбардиров *(Вгаrhinizs)* секрет имеет едкие свойства, вызывая на коже ожог, похожий на ожог от азотной кислоты. Еще болеее сильны раздражающие свойства относящейся к жукам-нарывникам шпанской мушки *(Lytta vesicatona).*

Замечательный пример этого метода активной защиты, который был недавно описан Берттом [71], относится к одному из гигантских черных кивсянов из рода *Spirobolus,* живущему в лесах области Танганьйки. Найдя необычайно крупный экземпляр, для

которого у него не оказалось коробки, Бертт положил кивсяка в брючный кармчн, где он и оставался около часа. «Я чувствовал,— пишет он,—что кивсяк двигается в кармане, и стал ощущать жжение, но не обратил на это внимания. Однако, купаясь вскоре после этого, я с удивлением обнаружил, что кожа на бедре, на площади около 50 *см%,* совершенно почернела; кроме того, красная, воспаленная зона быстро распространялась дальше вниз по бедру. Спустя четыре дня вся почерневшая кожа сошла, оставив обнаженную рану. Это случилось в июне 1937 г., а в конце августа 1938 г. место поражения еще было заметно». Этот автор впоследствии исследовал едкую жидкость, вытекающую из пор, расположенных по бокам каждого сегмента животного, когда оно раздражено. Он отмечает, что жидкость окрашивает пальцы, подобно иоду, имеет отталкивающий запах, который напоминает запах двуокиси азота, и что ее пары вызывают заметное слезотечение.

Многие клопы, в особенности представители сем. щитников *(Pentatomidae),* выделяют при прикосновении дурно пахнущую жидкость. Среди перепончатокрылых некоторые маленькие, лишенные жала пчелы, относящиеся к подсемейству *Meliponinae,* выделяют едкую жидкость, обжигающую человеческую кож>. Эти насекомые, пожалуй, должны показаться слишком пряными любому хищнику. Хорошо известны также раздражающие секреты, выделяемые из особых желез личинками перепончатокрылых, например *Croesus septentrionalis,* и гусеницами бабочек, например краснохвостки *(Dasychira pudibunda).* Другие гусеницы, как, например, павлиньего глаза *(Vanessa id),* крапивницы *(V. urticae),* молочайного бражника *(Deilephila eiiphorbiae)* и коровяковой совки *(Cucullia verbasci),* если их неосторожно взять, выбрасывают изо рта неприятную жидкость. Апосематические бабочки, например *Danais, Euploeam Acraea,* выделяют зловонную жидкость из жилок крыла, сочленений ног и антенн.

Выше я уже говорил о некоторых подобных случаях среди прямокрылых. Лемборн [328] приводит интересные данные о несъедобности молодых особей саранчевых *(Zonocerus elegans),* предостерегающе окрашенных в яркожелтый, серо-желтый и красный цвета. Он пишет: «Мой котенок взял в рот одного из этих саранчевых, но тут же бросил его. Началось сильнейшее отделение слюны. В углах рта появились скопления густой слизи, длиной до 3 *см.* Животное отрыгивало, но его не вырвало. Котенок все время терся мордочкой о дерево, надеясь избавиться от своих злоключений, и в течение 2—3 часов не мог прийти в .себя. Насекомое ускакало, повидимому, мало пострадав от происшествия».

Я должен здесь обратить внимание на наблюдения, приведенные ниже, в гл. 19, где даны дальнейшие доказательства

действенности ядовитых секретов. Там показано, что секреты, защищающие питающихся насекомыми млекопитающих, действительно выделяются прямокрылыми *Zonocerus elegans* и *Dictyphorus productus,* от которых, как и от некоторых других ярких видов, категорически отказалась обезьяна в опытах Карпентера. Сходные секреты выделяет и *Autarches miliaris,* отвергнутый гималайским медведем в опыте Алькока [1], а также и не названный вид из Бирмы, отвергнутый лори в опыте Макензи [387].

Этот способ защиты, как мы видим, связан не с пассивной несъедобностью, ас активным выделением отталкивающих веществ, происходящим именно тогда, когда враг угрожает или уже схватил свою жертву. В своем наивысшем развитии эта форма защиты выражается в специализации инстинктов и в модификации строения, позволяющих выбрасывать секрет на врага и тем самым отражать атаку. Будучи раздражена, гусеница гарпии-вилохвоста *[Cerura vinula)* с силой выбрасывает струю своего едкого секрета прямо на врага. Паультон показал, что эта жидкость, вызывающая при попадании в глаз сильную боль, состоит из водного раствора муравьиной кислоты концентрацией до 40% [492].

Этот механизм несколько напоминает тонкую струю яда, которую плюющая змея *(Sepedon haemachates)* выбрызгивает на противника. Дальность действия весьма значительна, составляя по крайней мере 2 *м* [146]; прицел точен — прямо в лицо врагу, а последствия серьезны и часто фатальны, ибо эта ядовитая жидкость, попадая в глаза, вызывает острую боль и временную, а иногда даже постоянную слепоту.

Аналогию среди млекопитающих представляет скунс, пускающий в ход свой отвратительный секрет.

Таким образом, мы встречаем сходный тип оборонительного оружия, образовавшийся независимо у трех совершенно различных форм — у гусеницы, у змеи и у млекопитающего. В каждом случае выделение секрета предшествуется или сопровождается демонстрацией. В каждом случае оборонительная жидкость нацелена прямо в нападающего. В каждом случае прямое попадание яда почти наверное выводит противника из строя и предотвращает дальнейшее нападение.

ПРОТИВНЫЙ ВКУС

Многие другие животные защищены тошнотворным вкусом или неприятным запахом жидкостей или тьаней тела. Этот способ защиты осуществляется у столь различных форм, как бабочки и моллюски. Так, среди водных животных великолепным примером является морской скрытожаберный моллюск *Oscanius membranaeeus,* всей поверхностью тела выделяющий жидкость,

которая содержит серную кислоту [201]. Бэтсон [26] экспериментально показал, что съедобная пища, вымоченная в разведенных кислотах, как правило, отвергается рыбами. Несомненно, что этот моллюск именно в этом обрел защиту от нападений, и действительно, по Гарстангу, рыбы не едят его.

Известно, что многие чешуекрылые крайне неприятны на вкус как в фазе гусениц и куколок, так и в фазе бабочки. Когда в своей замечательной работе [23] Бэте предложил теорию миметического сходства, основанную на предположении, что некоторые насекомые, в отличие от других, мало подвержены нападениям, он указал, что «недавно убитые особи бабочек *Ueliconidae,* выставленные на просушку, всегда подвергались нападению мух меньше, чем другие насекомые. Все они имеют особенный запах. Я никогда не видел, чтобы рои медленно летящих по лесу геликонид подвергались преследованиям птиц или стрекоз, для которых они могли бы служить легкой добычей; когда же геликониды отдыхали на листьях, на них, повидимому, не нападали ни ящерицы, ни хищные мухи из семейства ктырей, которых очень часто можно было видеть преследующими бабочек других семейств».

Крайне неприятный вкус является свойством гусениц таких бабочек, как *Halia wavaria,* коровяковая совка *Cucullia verbasci,* пестрянка *Zygaena filipendulae* и медведица *Hypocrita jacobaeae.* Эффективность этого способа защиты против весьма разнообразных хищников хорошо иллюстрируется на примере очень заметной гусеницы крыжовниковой пяденицы *(Abraxas grossulariata).* Эта пяденица послужила объектом многочисленных опытов. Самые ранние из них были проведены в 1863 г. Бутлером [73], который предлагал этих гусениц зеленой ящерице *(Lacerta viridis).* Он установил, что, несмотря на прожорливость зеленых ящериц по отношению к любой пище, «от бутерброда с сыром до паука», они хватали этих гусениц только для того, чтобы с неудовольствием их отбросить. Дальнейшие опыты с лягушками дали сходные результаты. Бутлерпишет: «Впервые обнаружив в садке гусениц, лягушки приходили в большое возбуждение, прыгали к ним и проворно хва!али их ртом. Но едва сделав это, они казались явно убежденными в своей ошибке и садились, раскрыв рот, водя языком до тех пор, пока не освобождались от вкуса этих тошнотворных созданий. Гусеницы, повидимому, оставшиеся совершенно невредимыми, уползали с обычной скоростью. После такого опыта уже не удавалось заставить лягушек тронуть какую-либо из этих гусениц» [72]. От этих гусениц отказывались и пауки: «Много раз я клал их в паутину пауков (крестовика *Epeira diadema* и тарантула *Lycosa* sp.); но в первом случае паук вырезал участок паутины и давал им упасть, а во втором случае, побывав в челюстях владельца в его темном шелковом туннеле, гусеницы неизменно выбирались оттуда целыми и невредимыми» [73].

Сходные результаты получил Вейр, когда он предложил этих гусениц насекомоядным птицам следующих видов: малиновке, обыкновенной овсянке, камышевой овсянке, снегирю, зяблику, клесту, певчему дрозду и лесному коньку. «Мой первый опыт,— говорит он,— был проделан с гусеницами крыжовниковой пяденицы *(Abraxas grossulariata).* Для того чтобы птицы обратили на них побольше внимания, я поместил этих гусениц в кормушку в птичнике среди других съедобных видов. Я тщательно наблюдал за птицами. Они скоро съели всех вкусных и неярко окрашенных гусениц, но оставили нетронутыми *Abraxas grossulariata.* Оставив птичник на несколько часов, я по возвращении нашел гусениц нетронутыми» [657],

Дальнейшие наблюдения были сделаны Вейром относительно пищевых вкусов зеленой, прыткой и живородящей ящериц *(Lacerta viridis, L. agilis* и *L. vivipara).* Его прежние выводы относительно непригодности в пищу крыжовниковой пяденицы подтвердились. Одна гусеница была съедена прыткой ящерицей, но во всех остальных случаях гусеницы и бабочки после пробы неизменно оставлялись в покое. Для сравнения наблюдений над поведением в этих условиях других, совсем неродственных хищников, мы приведем здесь заметки из дневника Вейра, вошедшие в работу Паультона о защитном значении цвета и рисунка у насекомых [494]. Схватив одну из гусениц, зеленая ящерица «немедленно отпустила ее, а затем облизала рот, как бы для удаления неприятного вкуса...» Пятнадцатью днями позже та же ящерица опять укусила гусеницу крыжовниковой пяденицы, «но не стала ее есть, а потом обтирала морду о мох, как бы желая удалить неприятный вкус».

Пококк [482] пробовал дать курам крыжовниковую пяденицу, которую «осмотрело несколько кур, но клюнула лишь одна и тут же бросила ее, не делая никаких дальнейших попыток». Любопытно сопоставить с этим поведение карликового нетопыря *(Pipistrellus pipistrellus),* которому этот же вид был предложен в пищу Уайтекером [663]: «Он откусил порядочный кусок и тут же выплюнул его, а затем бросился в противоположную сторону клетки, кашляя и отплевываясь самым забавным образом; больше того, прошло немало времени, прежде чем он вновь стал доверять мне и брать мучных червей из моих рук».

Это насекомое, несомненно, хорошо защищено от большинства хищников, но все же его отнюдь не следует считать совершенно застрахованным от нападениям Уайт [664] нашел двух крыжовниковых пядениц в желудке лугового конька *(Antkus pratensis),* застреленного в Норт-Уисте. Обыкновенная кукушка *(Cuculus canorus),* как известно, снециализовавшаяся на пище, оставляемой в покое другими нтицами (вроде волосатых г\сениц), ест и крыжовниковую пяденицу. Так, наблюдали, как кукушки

пожирали гусениц крыжовниковой пяденицы на листьях крыжовника в саду в Ньюберне на Тайне. «Шесть кукушек, прилетевшие одновременно, пожирали крыжовниковых пядениц, пока гусеницы и куколки не исчезли. Кукушки не залетали в соседние сады, где не было крыжовника, а из других видов птиц ни один не трогал гусениц крыжовниковой пяденицы» [664].

Из этих опытов очевидно, что, несмотря на различия во вкусах разных групп хищников, неприятный вкус в качестве препятствия к нападению может оказывать очень большое влияние. Это было определенно доказано Джонсом в качестве побочного результата его важных опытов по относительной съедобности насекомых для птиц. Он изготовил экстракты из различных ярко окрашенных насекомых (в том числе жуков, бабочек и клопа), оказавшихся весьма неприемлемыми для птиц, и смешал их со сливками. Эти смеси, наряду с контрольными порциями чистых сливок, были предложены муравьям. Смеси, от которых отказались муравьи, были теми же, от которых упорнее всего отказывались птицы [290, 291, 292].

ЗАЩИТНЫЙ ПОКРОВ

В других случаях защита обеспечивается прочным костяным или хитиновым наружным скелетом, благодаря которому животное становится несъедобным или неперевариымым. Этим путем защищают себя некоторые предостерегающе окрашенные рыбы, например тропические спинороги *(Balistidae),* кузовки *(Ostraciontidae)* и иглобрюхи *(Tetradontidae),* а также многие жуки, перепончатокрылые, прямокрылые и насекомые из других отрядов.

Для многих других апосематических животных, принадлежащих к разным группам, относительно действенным средством защиты оказываются волосы или иглы. Иногда волоски обладают раздражающими свойствами, например у гусениц бабочек дубового коконопряда *(Lasiocampa quercus)* или *Cosmotriche potatoria;* если этих гусениц тронуть, то волоски начинают двигаться. Иногда волосы или иглы сидят пучками, создавая более или менее специализованное оборонительное оружие, как, например, хвостовые иглы дикобразов и густые пучки волосков гусениц волнянок, вроде краснохвостки *(Dasychira pudibunda),* несущей на спине ряд бросающихся в глаза пучков жгучих волосков, напоминающих миниатюрные кисточки для бритья (фото 18,*1).*

Часто оборонительные щетинки распределены по телу более равномерно. Они могут быть простыми, зазубренными и ветвистыми, редкими или многочисленными, длинными или короткими, тонкими или толстыми, легко отпадающими или прочными. Но, как правило, они резко заметны, либо сами по себе, либо подчеркнутые заметными окрасками, и более или менее эффективны в качестве средства защиты от большинства врагов.

ЖИВУЧЕСТЬ

Наконец, важным свойством многих апосематических форм, тесно связанным с наличием предостерегающего аппарата, является обладание крепкой физической организацией. Как правило, эти животные чрезвычайно выносливы, относительно устойчивы к поранениям и удивительно живучи. Жизненная важность выносливости и способности переносить повреждения, свойственных животным с предостерегающей окраской, объясняется тем, что заметная наружность на практике часто вызывает нападения врагов, еще не научившихся или неспособных узнавать их по виду и избегать. Это относится в особенности к нападениям молодых позвоночных в период «обучения на опыте», к насекомоядным, хищным и другим животным, охотящимся главным образом с помощью обоняния, и к таким беспозвоночным, как пауки и богомолы, которые узнают добыч}' скорее на ощупь или по запаху, чем по виду.

Поэтому «прочность», сочетающаяся со специальными средствами защиты, сильно увеличивает шансы уцелеть или выжить при таком нападении. Различные примеры живучести уже приводились. Траймен [630] первым обратил внимание на это свойство, говоря о некоторых апосематических бабочках Африки. По поводу удивительной эластичности структур бабочек подсем. *Danainae* и *Acraeinae* он пишет: «Никакое сдавливание груди, даже близкое к полному раздавливанию тканей, не может убить или хотя бы парализовать этих бабочек; коллекционер, который обращается с ними так же, как с видами других семейств, быстро убеждается, что его ящики для сборов полны живым населением». Даже будучи сложены вдвое, их крылья вскоре восстанавливают свое естественное положение с неповрежденным жилкованием. «Нетрудно понять, насколько важна в качестве дополнительного средства защиты эта необычайная эластичность строения. Птицы и другие насекомоядные могут случайно поймать одну из этих д;урно пахнущих бабочек и лишь после поимки обнаружить, что они схватили нечто несъедобное. Это особенно вероятно в периоды недостатка пищи. В таком случае можно с уверенностью сказать, что шансы на выживание сильно повышаются для такой *Danais* или *Acraea,* которая может выбраться, хотя и помятой, но без тяжелых повреждений, которые были бы смертельными для более твердого, но менее эластичного животного».

Траймен обнаружил ту же эластичность строения у некоторых бабочек из сем. *Agaristidae* и пестрянок, например у *Pais decora, Eusemia euphemia* и *Glaucopis formosa.* Все это типично апосематические виды, защищенные сильным запахом. Суиннертон [610] ясно показал трудности, испытываемые при удерживании и умерщвлении бабочек из рода хараксов *(Charaxes)* для таких птиц, как

бульбули *(Pycnonotus)* и тимелии. Например, в одном опыте бабочка *Charaxes candwpe* вырывалась едва ли менее 30 раз от преследовавшего ее бульбуля Лайарда *{Pycnonotus layardi),* прежде чем была, наконец, поймана и проглочена.

Сходные качества «прочности» обнаруживаются у апосематических прямокрылых [86], ракообразных [108] и в других группах. Карпентер справедливо замечает: «Эта стойкость есть одно из свойств, благодаря которым апосематическое насекомое обучает врага тому, что оно опасно или несъедобно» 18UJ.

Глава 16

СВЯЗЬ МЕЖДУ ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩИМИ ОКРАСКАМИ И ДРУГИМИ ЗАЩИТНЫМИ СВОЙСТВАМИ

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Природу связи между окраской и съедобностью у насекомых и других животных, а также действенность других защитных приспособлений по отношению к врагам можно изучать многими путями: прежде всего сравнительным изучением экологии и приспособлений самих животных; затем путем прямого наблюдения способов питания и пищи хищников в природе; далее посредством правильно проведенных опытов кормления над животными в неволе или в естественных условиях; наконец путем исследования погадок, помета или содержимого желудков диких животных.

Сравнительные исследования естественных групп. Первый *из* этих методов дает ценные сведения косвенного характера. Я несколько раз подчеркивал в этой книге значение экологического подхода при объяснении биологического значения окраски. Недостаточно учитывать величину, форму, цвет и рисунок, чтобы считать данное животное маскирующимся или живущим открыто. Животное следует рассматривать в связи с его средой, с образом его жизни, с особенностями его поведения в присутствии врага. Оторвать животное от естественных условий его жизни — значит лишить его внешность большей части того значения, которую она имеет. Нужно принять во внимание разхмеры, потому что демонстрация крупного предмета более действенна, чем демонстрация мелкого, и обратно, мелкий предмет гораздо легче скрыть, чем крупный. Нужно учесть также окраску, потому что некоторые краски и расцветки сильнее бросаются в глаза и запоминаются лучше, чем другие. Но следует помнить, что нет таких понятий, как скрытность или заметность как таковые.

Нормальная среда, а в особенности фон,— фактор господствующего значения, ибо заметность зависит главным образом от различия, то есть от степени контраста в цвете и тоне объекта и среды. Красная божья коровка, сидящая на цветке герани, кажется столь же критичной, как и зеленый долгоносик на листе крапивы. Но рассматриваемая на ее естественном фоне божья коровка бросается в гчаза, словно красный сигнальный флажок. Наоборот, очень ярко окрашенная рыба, кажущаяся чрезвычайно заметной, если ее взять в руки, на самом деле может быть оченБ трудно заметной на фоне яркой окраски кораллового рифа, и по существу эта рыба носит именно покровительственный наряд.

Далее, следует учитывать образ жизни и инстинкты животного, так как демонстративная или критическая система окраски зависит в своем действии от поведения животного. Сюда должны быть отнесены позы покоя в связи с рисунком и расцветкой, поведение при демонстрации или бегстве, стадный или одиночный образ жизни, дневная или ночная активность, движение или неподвижность. Наконец, нужно принять во внимание особые реакции и приспособительное поведение в присутствии хищника, такие, например, как, с одной стороны, бесстрашное поведение, отпугивающие позы, специальная демонстрация окрасок, предостерегающие звуки, демонстративные движения, выбрасывание ядовитой жидкости и применение «оружия», а с другой стороны, пассивно оборонительные реакции: бегство, прятанье, падение, «мнимая смерть».

Полевые наблюдения способов питания. Второй путь, путь прямого наблюдения характера пищи и способов питания диких животных в природе, имеет первостепенное значение. Данные из этого источника, наряду с данными экспериментального кормления, особенно ценны, давая сведения о реакции животного в присутствии несъедобной добычи, о его умении ассоциировать и распознавать, о памяти, словом, о том, чего нельзя прямо установить одним лишь изучением содержимого желудков или погадок. К сожалению, точное наблюдение и определение в полевых условиях наталкиваются на значительные трудности, и было сделано лишь несколько серьезных попыток подойти к вопросу с этой стороны. Вообще говоря, собирать материал по этому вопросу очень трудно. Большинство хищников — активные животные, часто к ним невозможно близко подойти, их движения редко можно предугадать, а долго следить за ними удается редко. Но имеются, однако, некоторые обстоятельства — совершенно независимые от случайных наблюдений,—при которых опытный натуралист может с безусловным успехом применить этот метод.

Для этой цели исключительно удобны инстинкты насекомоядных птиц, кормящих птенцов в гнезде. Здесь наблюдатель имеет перед собой определенный и ограниченный участок, он хорошо знает точное место, на которое птица должна вернуться со своей добычей. Он знает также, что активная и настойчивая охота за добычей будет продолжаться в течение многих часов ежедневно и много дней подряд. Наконец (приняв соответствуюТцие меры, вроде сооружения укрытия), он может занять удобный пост, откуда и будет следить, оставаясь невидимым, за неповторимым представлением на этой маленькой сцене. Он может зафиксировать с помощью карандаша и фотоаппарата детали драмы, разыгрывающейся в природе. Довольно удобны для близкого наблюдения и мелкие животные, например хищные членисто-

ногие, вроде пауков, ткущих паутину, богомолов, подстерегающих своих жертв в засаде, многие хищные двукрылые, охотящиеся на определенном участке, или охотничьи осы, за которыми наблюдатель может следовать пешком.

Опыты кормления. Этот экспериментальный метод в применении к находящимся в неволе или на свободе животным имеет много положительного и в прошлом широко употреблялся исследователями, предпочитавшими его всем другим в качестве источника сведений об относительной съедобности. Однако против него можно возразить, что условия опыта, в особенности в случае позвоночных, находящихся в неволе, настолько искажают естественные реакции питания, что экспериментальные данные становятся ненадежными. Эта точка зрения была, например, выдвинута МакАти [376] в его очень резкой критике экспериментального метода. Ему возражали Суиннертон [603] и Паультон [524]. Но лучшим ответом на его статью были тщательные и подробные экспериментальные исследования Маршалла и Паультона [395], Карпентера [79], Суиннертона [609], Джонса [290, 291], Клюйвера [313] и других. Никто не станет оспаривать, что экспериментальный метод исследования пищевых предпочтений хищных животных связан с трудностями, но эти трудности свойственны любому экспериментальному исследованию поведения животных и, несомненно, преодолимы. Этот метод давал и может давать большое количество неоценимых сведений по теории предостерегающей окраски и мимикрии.

Поскольку лягушки и птицы при поисках пищи и ее выборе в основном пользуются зрением, а не обонянием, они особенно удобны для изучения связи между окраской и съедобностью. Для этих хищников *внешность — все,* и только внешностью — формой и размерами, окраской и рисунком, позой и движениями — они руководствуются при выборе пищи. Поэтому наиболее ценные данные, приводимые в этой главе, получены путем исследования способов питания бесхвостых амфибий и насекомоядных птиц. Наоборот, как показал Майерс [433], млекопитающие, например носуха, охотящиеся с помощью обоняния, являются не очень подходящими объектами. Но нужно иметь в виду, что окончательный выбор жертвы или отказ от нее и у этих животных дает надежные данные в отношении съедобности, хотя значение окраски и рисунка в этом выборе менее ясно.

Анализ содержимого желудков. Наконец, существует способ анализа того, что было съедено. Многие авторы сходятся в том, что основным источником наших знаний должны быть данные исследований содержимого желудков. Этот способ, если он применяется в достаточном масштабе, дает надежные сведения о числе и видовом составе животных, фактически съеденных в естественных условиях, и, таким образом, дает ценный ц точный статистический материал. Но, как это ни странно, данный путь исследования вопроса был мало использован, если не считать вопросов прикладной орнитологии. Его возможности показаны анализом остатков животных из желудков древесных лягушек, собранных в Восточной Африке и на Канарских островах, проделанным автором данной книги [111, 112]; эти данные будут изложены ниже. В силу наличия возражений против выводов, сделанных на основании экспериментального кормления, а также против теории, которая основывается на этих выводах, неоспоримые данные анализа содержимого желудков приобретают особую ценность. Содержимое желудков диких животных — это вид доказательств, недоступный критике. Это—последняя судебная инстанция, решения которой не подлежат обжалованию. Основной недостаток ттого метода в том, что он дает мало сведений о поведении во время охоты, о психологии хищника, о том, что он оставляет нетронутым или отбрасывает после пробы.

При исследованиях этого рода иногда можно воспользоваться тем, что хищник выбрасывает неперевариваемые или несъедобные части своей добычи, которые впоследствии и удается найти около места отдыха или гнездования. Так, летучие мыши различных видов, например ушан *(Plecotus auritus)* и большой подковонос *(Rhinolophus ferrum-equinum),* обычно подыскивают особые места для поедания добычи. Крылья бабочек и другие остатки насекомых падают на землю, где их и можно найти [332, 389, 516]. В других случаях можно найти помет у места отдыха или же, например у сов, отыскать погадки вблизи гнезда.

ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩАЯ ОКРАСКА АМФИБИЙ

Мы уже рассмотрели некоторые данные о связи предостерегающей окраски с действенными способами защиты от нападения хищных врагов. Эти данные пока относились, главным образом, к млекопитающим. Теперь необходимо проследить эту связь между демонстрацией и самозащитой в других группах.

Исследуя распространение предостерегающих окрасок в определенной группе животных, надо помнить, что заметная окраска не обязательно имеет предостерегающее значение; она может иметь в природе и другие или дополнительные функции. Она может адресоваться соперникам того же пола, представителям другого пола или же просто другим особям того же вида. Вообще говоря, это особенно верно в отношении некоторых высокоорганизованных групп, где существует более или менее развитое ухаживание, например у ящериц, птиц и млекопитающих. У птиц, где блестящие окраски достигают своего наивысшего развития,

далеко не ясно, что они играют предостерегающую роль по отношению к врагам. Правда, Маршалл указывает, что мясо многих резко бросающихся в глаза южноафриканских видов, в том числе абагамбы *(Bucorvus)*, лесного удода *(Phoenicurus)*, дронго и белых цапель, имеет неприятный запах и его не стал есть пленный мангуст [3951. Суиннертон [608] отмечает, что два черных вида дронго *(Dicrurus afer* и *D. ludwigi)* оказались несъедобными, во всяком случае для некоторых любителей мясной пищи, например кошек. Это же справедливо и в отношении южноамериканского индюкового грифа *(Catharistes aura pernigra)*, мерзкого существа, черного с красным, бросающаяся в глаза внешность которого сочетается с неприятным поведением и отвратительным запахом, как мне известно из личного знакомства с этим видом на острове Марахо. Однако в этом случае сомнительно, можно ли придавать биологическое значение сочетанию заметной наружности и несъедобности. Чтобы решить это, нужно больше знать о взаимоотношениях этого животного с другими видами в природных условиях.

Поэтому удобнее начать наше исследование с группы животных, в которой вопрос не усложняется вторичными или неясными функциями окраски, обеспечивающей заметность. Такой группой и являются бесхвостые амфибии, у которых окраска совсем не имеет значения в отношениях полов или это значение очень невелико.

Бесхвостые амфибии *(Anura)*, к которым относятся лягушки, квакши и жабы, весьма разнообразны по окраске. Значительное большинство этих животных носит защитно-криптическое одеяние разных расцветок, в которых господствуют зеленые, серые и коричневые тона. Но имеются немногие исключения. Существуют некоторые виды, одетые в ярко расцвеченные наряды очень заметных и насыщенных тонов, почти соперничающих по яркости с тонами наиболее великолепных тропических насекомых и птиц. Но в отличие от многих из этих последних, лягушки очень мало способны к бегству. Они не могут летать, и, в лучшем случае, их средства передвижения относительно слабы. Кроме того, их главные враги — змеи и птицы — руководствуются при охоте преимущественно зрением. Поэтому, если теория предостерегающих окрасок в какой-то мере правильна или если, во всяком случае, она применима к *Anura* (а нет никаких оснований считать эту группу исключением), следует предполагать, что эти бросающиеся в глаза представители в основном покровительственно окрашенной группы обладают особыми эффективными средствами защиты от хищников. Имеющиеся данные показывают, что так оно и есть на самом деле.

Одно из самых ранних и наиболее ясных наблюдений по этому поводу имеется в следующем сообщении Бельта [45] о некоторых лягушках Никарагуа: «В лесах вокруг Санто-Доминго много

лягушек. Некоторые имеют зеленую или бурую окраску, имитируют зеленые или мертвые листья и живут среди листвы. Другие обладают грязно-землистой окраской и прячутся в расселинах или под упавшими деревьями. Все они только ночью выходят за пищей, и за всеми ними охотятся змеи и птицы. В противоположность этим темно окрашенным видам, одна маленькая лягушка, одетая в яркое красно-синее одеяние, активна днем. Эту лягушку нельзя спутать с каким-либо другим видом, а ее огненно-красная одежда и синие чулки показывают, что она не ищет укрытия. Эти лягушки очень обычны в сырых лесах. Я решил, что они несъедобны, едва только познакомился с ними и увидел, как беззаботно они прыгают. Я захватил домой несколько штук и попробовал скормить их курам и уткам. Но ни одна не захотела тронуть этих лягушек. Наконец, бросая им кусочки мяса, из-за которых произошла большая свалка, я ухитрился подсунуть молодой утке маленького лягушонка. Но вместо того, чтобы проглотить его, утка тотчас же выбросила лягушонка изо рта и ушла, тряся головой и как бы пытаясь отделаться от неприятного вкуса».

Одна из наиболее ядовитых лягушек земного шара—пятнистая древесница *(Dendrobates tinctorius)*, изменчивая расцветка которой состоит из крупных пятен белого, желтого, красного или светлосинего цвета, контрастирующих с темным фоном каштанового или черного тона, пожалуй, даже слишком хорошо известна, чтобы о ней стоило упоминать здесь. По Гадову [195], сильно ядовитые кожные выделения этого вида используются индейцами Колумбии для отравления наконечников стрел. Яд, действующий на центральную нервную систему, употребляется главным образом для охоты на обезьян.

Другой южноамериканский вид, ателоп Штельцнера *(Atelopus stelzneri)*, равным образом столь же ядовит, сколь ярко окрашен и заметен. Его наблюдал Дарвин, посетив Баия Бланка в 1833 г. Он живо описал удивительную окраску этой лягушки в «Путешествии натуралиста»: «Если вообразить себе, что ее сначала окунули в самые густые чернила, дали им высохнуть и потом пустили проползти по доске, только что окрашенной самой яркой киноварью, так что она вымазала в ней подошвы ног и части живота, то мы получим довольно ясное представление об ее внешности. Если бы у этой лягушки не было названия, то ее, конечно, следовало бы назвать *Diabolicus* (дьявольской), потому что именно ее можно представить себе, искушающей Еву. В отличие от других жаб, ведущих ночной образ жизни и живущих во влажных темных убежищах, она ползает в самое жаркое время дня по сухим песчаным холмам и бесплодным равнинам...» [135]. Что касается ее ядовитости, то в гл. 19 я привожу данные Беджетта [67] и Керра, которые установили в Парагвайском Чако, что *A. stelzneri* неприемлема в качестве пищи и пользуется высокой степенью

безопасности от хищных врагов. Беджетт обнаружил сходные свойства у филломедузы *(Phyllomedusa hypochondrialis),* другого ярко окрашенного вида из этой же местности. Это животное сверху зеленое или синее, а бока у него алые с черным.

Phrynomantis bifasciata, пожалуй, наиболее ярко окрашенный из африканских видов. Эта лягушка имеет серую или агатово-черную основную окраску с двумя яркими киноварными или розовыми полосами, идущими от носа вдоль обеих сторон тела к бокам. Киноварное пятно есть и на спине, черные ноги также украшены киноварными пятнами. По образу жизни эта лягушка медлительна и совсем не прячется. Насколько мне известно, она ведет дневной образ жизни. Если ее потревожить или грубо взять в руки, она выделяет большие количества клейкого ядовитого млечного секрета, иногда вызывающего воспаление на руках поймавшего. Защитное действие этой вредоносной жидкости можно видеть из следующего сообщения Ловериджа [366]: «Я уже обращал внимание на ядовитый характер выделений этой лягушки, а новый пример стал мне известен в Мвайе. Один из моих помощников принес мне сумку с различными лягушками, пойманными на банановых деревьях,— *Hyperolius, Megalixalus, Leptopelis* и полдюжины *Phrynomerus {Phrynomantis).* Всю эту партию я захлороформировал прямо в сумке. Через час я вытащил их, выложил на стол и начал разбирать по видам. *Phrynomerus* выделили значительное количество очень вязкого кожного секрета, склеившего вместе более мелких *Megalixalus.* Отделив их и бросив в воду, я не смог отмыть со своих пальцев клейкую слизь и стал обтирать руки о песок, как сделала бы обезьяна, а затем, потирая руки друг о друга, стер с песком слизь, напоминавшую гуттаперчу. Вскоре на кончиках пальцев началось раздражение, как бы от ожога крапивой, которое распространилось по руке до локтя...»

Американская болотная лягушка *(Rana palustns),* живущая в США, замечательна своими ядовитыми свойствами. Сэрфес **F604]** пишет, что ее обычное название в Пенсильвании — «ядовитый буян». Райт указывает, что ее ядовитый пенистый кожный секрет часто убивает другие виды лягушек, находящихся в одном с ней сосуде. По Дитмарсу, от этой ля1ушки отказывается вообще питающийся лягушками полоз *Zamensis* [144]. Ценность яда этого" вида для обороны недавно рассматривалась Денном [157], опыты которого показывают, что ядовитость обеспечивает почти абсолютную безопасность по отношению к самому важному из возможных врагов — подвязочному ужу *Thamnophis sirtalis.* Пойманным гподвязочным ужам, которые -«"чувствовали себя настолько хорошо, что почти все время спаривались, и обладали такой прожорливостью, что немедленно хватали любую лягушку», были предложены обычные местные формы видов *Bufo americanus, Rana clamata* и *R. palustrls.* Первые две поеда-

шсь с жадностью. «*Rana palustris* тоже схватывали с такой же жадностью, но результаты были совершенно другими. Змея всегда очень скоро отпускала лягушку и притом неповрежденной. А затем змея широко раскрывала пасть, зевала и производила Еапоминающие рвоту движения, хотя на самом деле во рту ничего не было. Потом змея начинала ползать, все время вытирая рот |} пол или стены клетки». Эти экспериментальные данные пол-|аостью соответствуют результатам полевых наблюдений. Сэр-|£ес, исследовавший содержимое желудков пенсильванских змей, не нашел ни одной *Rana palustris* ни у какого вида змей, хотя другие лягушки, обычные в этой местности, поедаются в больших количествах [603]. В связи с этими фактами любопытно отметить, что *R. palustris* отличается от близко родственной и относительно съедобной *R. pipiens* светлооранжевой или желтой окраской задней части брюшка и задних ног. Такие желтые цвета обычно связаны у бесхвостых амфибий с опасными ядовитыми свойствами.

Хорошо известный пример дает европейская краснобрюхая жерлянка *{Bombinator igneus).* Этот случай особенно интересен, ибо предостерегающие цвета ног и брюшка расположены так, что для их демонстрации жерлянка должна принять особое положение. При опасности или раздражении жерлянка выгибает спину, подымает морду кверху и выворачивает конечности вверх и наружу так, что выступают ярко окрашенные нижние поверхности. Лягушка может также перевернуться кверху брюхом, показывая красные и белые отметины на серо-черном животе. Возникает вопрос, действительно ли это животное защищено каким-то ядом, отсутствующим у других покровительственно окрашенных видов? Лучший ответ на этот вопрос дает Гадов [195]: «Кожный секрет очень ядовит, и , таким образом, краснобрюхая жерлянка хорошо защищена. Я не знаю ни одного животного, которое стало бы есть или хотя бы трогать ее. Я содержал много жерлянок в большом виварии вместе с различными змеями, водяными черепахами и крокодилами, но эти маленькие амфибии годами оставались нетронутыми, хотя они и жили в обществе, в котором была бы съедена любая другая лягушка или тритон. Голодные водяные черепахи, встречая их под водой, трогали эту предполагаемую добычу носом, чтобы уловить запах, а затем уходили от жерлянок, остававшихся неподвижными. Они как будто хорошо сознавали, что быстрое движение или попытка к бегству вероятнее всего побудят черепаху к укусу, последствия которого будут неприятны и для хищника и для жертвы».

Несколько сходными инстинктами обладает американская жаба *Bufo americanus.* Это земноводное сверху окрашено криптически, но, будучи потревожено, переворачивается на спину и выставляет светлую кожу брюха, ярко разукрашенную черными пятнами.

Несколько иной способ демонстрации предостерегающей окраски был описан Аннандалем [7] для сиамской жабы *Callula pulchra,* которая при тревоге надувается так, что на спине обнаруживаются две широкие желтые полосы, обычно спрятанные в складках кожи.

Мы видим, таким образом, что некоторые из наиболее ядовитых и наиболее хорошо защищенных видов лягушек и жаб или носят бросающиеся в глаза одеяния с пятнами белого, желтого, красного или синего цвета на темном фоне, которые во многих группах неродственных животных играют роль предостерегающих сигналов, адресованных потенциальным врагам, или же специально демонстрируют эти цвета, когда их жизнь находится в опасности. Однако я, пожалуй, введу читателя в заблуждение, если не укажу здесь, что обратное вовсе не обязательно, то есть что известно много бесхвостых амфибий, которые крайне несъедобны и хорошо защищены ядом, но имеют относительно неяркую или даже в высокой степени покровительственную окраску. Такова *Hyla venulosa,* «летающая лягушка» Амазонки, кожа которой, если ее тронуть, обильно выделяет густую едкую жидкость, не могущую не отталкивать потенциального хищника; такова же и похожая на кору *Hyla vasta* с Санто-Доминго, кожный яд которой, по Барбуру [19], столь силен, что болезненно обжигает руки; такова и большеротая прожорливая рогатая лягушка *(Ceratophrys cornuta),* которая тоже сочетает ядовитые свойства с критическими окраской и образом жизни. Такова и южноамериканская ага *{Bufo marinus),* этот гигант среди жаб, чрезвычайно развитые околоушные железы которой выделяют очень сильный яд. Он часто убивает собак, неосторожно укусивших агу, и, несомненно, обеспечивает ей потенциальную безопасность от большинства естественных врагов.

Но следует подчеркнуть, что хотя криптическая окраска может сочетаться и со съедобностью, и с ядовитостью, и с неядовитостью в тех случаях, когда налицо очень яркие, бросающиеся в глаза окраски, они, как правило, сочетаются с действенными средствами защиты. Я не знаю ни одного типично апосематического вида, который оказался бы незащищенным и относительно съедобным для врагов.

Среди *Urodela,* или хвостатых амфибий, повидимому, тоже существуют сходные отношения между заметностью и несъедобностью. *Salamandra maailosa,* обыкновенная или огненная саламандра Европы, являет собой превосходный пример сильной ядовитости, демонстрируемой с помощью предостерегающей окраски. Угольно-черная, с яркими оранжево-желтыми пятнами на спине и на ногах, эта саламандра бросается в глаза, как дорожный сигнал для автомобилей, п, подобно этому сигналу, сообщает об опасности. Саламандра крайне ядовита, и несколько капель млечного выделения кожи способны вызвать смерть небольшого жи-

)отного. Ядовитость этого секрета описывается Гадовом [195], который однажды поместил пару лягушек-быков в один террарий ; саламандрами. «На другое утро, — говорит он, — большие лягушки оказались мертвыми; каждая из них съела по саламандре, ; которыми они прежде не сталкивались».

Сходные ядовитые свойства встречаются и у других представи гелей группы. Так, например, калифорнийский тритон *Diemyctylus torosus* хорошо защищен. Хеббард предлагал этот черно-оранжевый вид подвязочному ужу *Thamnophis elegans;* только раз из 11 случаев тритон подвергся нападению, и то после одиннадцатидневного голодания. Это нападение описано следующим образом: «Как только тритона впустили, *Thamnophis,* сделав лишь очень быстрый осмотр, схватил его за среднюю часть тела, а затем, передвигая челюстями, почти добрался до головы. Но вместо того, чтобы проглотить свою добычу, змея медленно ослабила хватку и наконец отпустила свою жертву. Повидимому, для ужа оказалось достаточно и этой пробы, ибо он еще около часа постоянно раскрывал пасть, как бы пытаясь отделаться от скверного вкуса во рту. Урок был заучен столь основательно, что во время трех последующих опытов уж не обращал внимания на тритона» [274].

ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩИЕ ОКРАСКИ В ДРУГИХ ГРУППАХ ЖИВОТНЫХ

Гусеницы бабочек образуют естественную группу животных, особенно удобную для исследования связи между окраской и съедобностью, так как конечно, их окраска не имеет ни малейшего значения для отношений между полами или внутривидовых отношений. Но так как гусеницы часто изучались в этом направлении и, помимо наблюдений других авторов, были основным объектом важной работы Паультона [4941, я не собираюсь рассматривать их здесь, а укажу лишь, что наши сведения о них хорошо подтверждают теорию Уоллеса. Эти сведения относятся к представителям очень различных семейств и к формам, живущим в очень отдаленных друг от друга областях.

Вопрос был хорошо изучен на некоторых других группах и стадиях развития, особенно у бабочек, жуков, прямокрылых и перепончатокрылых. Здесьямогу лишь бегло коснуться рассматриваемой связи у некоторых других, менее тщательно изученных групп. Эта проблема, очевидно, открывает широкое поле для исследований, особенно в отношении многих тропических и морских форм, биология которых пока еще мало известна.

Наблюдения Моттрама над пищевыми инстинктами рыб и птиц в природных условиях привели его к выводу, что принцип Уоллеса приложим к поденкам. Он показал, что различные британские

виды поденок могут быть расположены в ряд по их съедобности как для птиц, так и для рыб. Этот ряд открывается *Ephemera danica* в качестве наиболее съедобной и оканчивается желтой поденкой *Heptagenia sulphuria* в качестве наименее съедобной. Несъедобность последней доказывается наблюдением Моттрама, что ее никогда не ест форель, даже в тех случаях, когда наблюдаются большие рои этого насекомого [427]. Интересно, что *H. sulphuria* имеет яркожелтую окраску и на фоне воды очень бросается в глаза. Она, безусловно, гораздо заметнее всех других мелких британских поденок.

Беря пример из совсем иной группы животных, *Diplopoda* или кивсяков, я могу привести здесь следующее убедительное наблюдение: *Otocyon virgatus,* которую Ловеридж держал у себя в Восточной Африке, проводит большую часть времени, переворачивая камни в поисках кивсяков, которых она жадно поедает. Однако когда ей предложили черно-желтого представителя *Polidesmidae,* собака минуты три обнюхивала его и не стала есть [362]. Кивсяки обычно считаются более или менее несъедобными, так как защищены очень неприятной секрецией пахучих желез, так называемых *«glandulae odoriferae».* Поэтому очень интересно отметить, что собака, проявляющая большую склонность к этим мало приятным животным, все же распознала, что апосематический вид непригоден в пищу. Тем самым она показала, что эта предостерегающе окрашенная форма — особенно неприятный представитель группы.

У беспозвоночных литоральной и морской фауны значение ярких окрасок менее ясно, хотя сочетание заметности с особыми средствами защиты можно, пожалуй, рассматривать как указание на апосематическую функцию. Наземный краб *Sesarma meinerti* — великолепный пример предостерегающей окрасьи среди ракообразных. Образ жизни этого животного был изучен автором в Бейре [108]. Импозантная окраска краба темнопурпуровых, оранжевых и киноварных тонов; его смелое и агрессивное поведение, если он подвергается нападению на открытом месте; его угрожающие позы и предостерегающие действия; его упорство и действенность средств защиты; то, что он относительно мало подвержен нападениям; его живучесть и удивительная способность к регенерации — все это приводит к такому заключению.

Пример из числа британских скрытожаберных моллюсков описан Гарстангом [202]. Некоторые виды подотряда, например *Scaphander lignarius, Haminea hydatis* и *Ph'dine aperta,* являются объектами преследования рыб и имеют покровительственную окраску. В то же время родственный им *Oscanius membranaceus* крайне несъедобен благодаря оборонительному кислому секрету и красиво окрашен в красно-бурый цвет с желтоватыми отметинами. Выше я упоминал о других интересных случаях — о голожаберных брюхоногих *Cavohna farrani* и *Chromodoris reticulata,* а также о многощетинковом черве *Polycirrus aurantiacus,* экспериментальные данные об эффективности защиты которых подтверждают эту трактовку предостере1 ающей окраски [496].

Яркие окраски некоторых иглокожих тоже можно, пожалуй, объяснить сходным образом. Семон склонен считать яркую окраску морского ежа *Asthenosoma* имеющей предостерегающее значение и предупреждающей врагов о необходимости держаться подальше от его ядовитых игл [563]. Мортенсен полагает, что бросающаяся в глаза черная окраска некоторых голотурий (тем более заметная, что они живут на белом песчаном дне) тоже, может быть, выполняет аналогичную функцию. «Такие формы,— говорит он,—имеющие орган Кювье, обладают очень действенным средством защиты. Их клейкие белые нити, пронзающие воду, как стрелы... и облепляющие все, что им встретится, должны быть очень опасным оружием» [417].

Глава 17

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЗАЩИТНЫХ СВОЙСТВ, СВЯЗАННЫХ С ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩЕЙ ОКРАСКОЙ

Мы рассмотрели выше связь между предостерегающей окраской и опасными свойствами или несъедобностью у животных различных систематических групп. Изучение пищи, которую хищные животные выбирают в естественных условиях либо в условиях опыта, дает дополнительные доказательства о наличии связи между окраской и съедобностью. Оказывается, что несъедобность действительно защищает от потенциальных врагов.

Проблема изучалась с этой точки зрения разными исследователями, и в руках таких наблюдателей, как Суиннертон, Карпентер, Паультон и Джонс, этот метод анализа дал много убедительных доказательств, подтверждающих теорию предостерегающей окраски. Я скажу здесь лишь о главнейших результатах этих наблюдений. Подробности читатель найдет в оригинальных работах.

ДАННЫЕ ОПЫТОВ НАД ЖИВОТНЫМИ В НЕВОЛЕ

Окраска насекомых и относительная съедобность их для обезьян. В 1921г. Карпенгер опубликовал результаты длинной серии опытов, проведенных в Восточной Африке над двумя мартышками рода *Cercopithecm* [79]. Большое число различных насекомых, предложенных мартышкам или пойманных ими, было расклассифицировано по признаку заметности (по внешнему виду и по образу жизни) и по признаку съедобности (по реакции мартышек.)

Анализ 615 наблюдений над первой мартышкой, проведенных с 244 разными видами насекомых, дал следующий результат: из 143 апосематических видов 120 (83,9%) оказались несъедобными и 23 (16,1%)—съедобными; из 101 критического вида 83 (82,2%) оказались съедобными и 18 (17,8%) —несъедобными. Эти данные, подтвержденные, хотя менее ярко, и опытами над второй мартышкой, полностью соответствуют представлению, что предостерегающие окраски являются в общем признаком несъедобности.

Окраска насекомых и выбор пищи лемуром. Весьма сходные результаты были получены Филлипсом в опытах, проделанных на Цейлоне над тонким .тори *Loris tardigradus,* которому было пред-

ложено большое количество дневных и ночных бабочек [469, 523]. Результаты в целом показали, что поедались насекомые, обладавшие критической окраской и поведением, тогда как апосематически окрашенные насекомые отвергались.

ДАННЫЕ ОПЫТОВ НАД ДИКИМИ ЖИВОТНЫМИ

Окраска насекомых и их относительная поедаемоеть птицами. К числу наиболее широких и ценных опытов, проведенных над соотношением окраски и съедобности, относятся эксперименты, проведенные в Америке Джонсом [290, 291]. Его исследования начались с установки кормушки с пищей на краю большого леса (на острове Мартас-Вайньярд в штате Массачузетс). Эта кормушка снабжалась водой и запасом зерна, сала и другой пищи для привлечения диких птиц, посещающих эти места. При проведении опытов в кормушку помещались разные только что убитые насекомые в добавление к обычной пище или взамен ее. Наблюдая за прилетающими птицами в бинокль и часто учитывая заново насекомых, остающихся в кормушке, Джонс смог дать оценку съедобности каждого вида насекомых.

Эта оценка производилась по следующей шкале. Все насекомые, съеденные прилетевшими птицами до первого переучета, получили балл съедобности 100. Все оставшиеся в кормушке после того, как птицы прекратили ее посещение, пол\чили оценку 0. Все насекомые, съеденные в период между первым и последним переучетами, получали балл съедобности в промежутке от 100 до 0.

Метод расчета приведен в работе Джонса [290]. Данные такого рода, полученные для каждого вида в разных опытах, позволили вычислить количественный показатель средней поедаемости. Наконец, виды, расположенные в ряд по их съедобности, были разделены для последующего анализа вопроса на три группы. В первую группу вошли виды с баллом от 100 до 60, во вторую— от 60 до 25, в третью — от 25 до 0.

Здесь не место подробно излагать результаты Джонса. Я должен, однако, привести некоторые из них, особенно показательные и важные для данной проблемы. Прежде всего необходимо отметить, что среди наиболее несъедобных насекомых преобладают апосематические. Из 31 вида, принадлежащих к 3 разным отрядам и включенных в третью категорию, 19 были ярко окрашены в желтый, оранжевый или красный цвета, 4 имели те же окраски, но меньше бросались в глаза, 1 имел блестящий металлический цвет, а остальные 7 представляли иные типы окраски. Не менее 343 из 423 насекомых этой категории были чрезвычайно заметны. С другой стороны, из 2403 насекомых, принад лежащих к 90 видам и по съедобности относившихся к первой

категории, ни один в положении покоя не имел желтого, оранжевого, красного или металлического тона окраски. В то же время критические виды, за редкими исключениями, были в общем съедобны.

Связь между окраской и съедобностью была подтверждена Джонсом во второй серии опытов, проведенных теми же методами, но с другими насекомыми и птицами в южной Флориде [291].

Как и в первой серии опытов, для каждого вида были вычислены показатели съедобности. Для облегчения сравнения насекомые были распределены по группам согласно обычной системе; данные по некоторым из этих групп особенно показательны. Так, например, список бабочек заключает в себе 180 особей, принадлежащих к 23 видам. Из них 135 особей, принадлежащих к 19 тускло окрашенным ночным видам, получили оценки в пределах 76,5—100, со средним баллом 90,8. Остальные 45 бабочек, принадлежащих к 4 ярко окрашенным дневным видам, получили баллы 12,2; 9,8; 3,5; 0,0, со средним баллом 6,7. При комбинированных опытах несъеденной в кормушке оставалась только одна (0,74%) из криптических бабочек, тогда как из апосематических видов было оставлено 39 (86,6%). В общем сходные результаты были получены с прямокрылыми. Из 30 криптических особей этого отряда, принадлежащих к 6 видам, к концу опыта остались несъеденными только 4 (13,3%), тогда как из 28 экземпляров апосематического саранчевого *Rhomalea microptera* к концу этого опыта в кормушке осталось 25 (89,3%).

Выборочное поедание насекомых гнездящимися птицами. Наконец, следует упомянуть об опытах, проделанных Карриком [88] близ Глазго. Каррик изучал защитное значение предостерегающей окраски, предлагая птицам смеси из апосематических и нейтрально окрашенных насекомых на кормушках близ гнезд, где выкармливались птенцы. Он провел у гнезд крапивника, пеночки-веснички и камышевки-барсучка 7 серий опытов, во время которых за птицами следили с помощью бинокля. На кормушки были прикреплены живыми 58 особей, окрашенных в нейтральные цвета (главным образом бурые и. серые двукрылые и гусеницы), и 44 апосематические особи (пчелы, осы и гусеницы). Из этого количества было съедено 50 (86%) покровительственно окрашенных особей и только 4 (9%) окрашенных апосематически.

Эти опыты особенно ценны, ибо в них, как и в опытах Джонса, наблюдалось поведение диких птиц, которые могли свободно отыскивать и выбирать пищу (в кормушке или в другом месте) и не подвергались воздействию человека.

ДАННЫЕ ИЗУЧЕНИЯ СОДЕРЖИМОГО ЖЕЛУДКОВ

Питание летучих мышей в связи с окраской и съедобностью насекомых. Дальнейшие данные относительно рассматриваемой проблемы были получены путем изучения пищи, поедаемой дикими животными в естественных условиях. Этот вопрос изучался Паультоном на летучих мышах, Клюйвером на скворцах и автором на квакшах. О работе Клюйвера я буду говорить позднее в связи с избирательностью питания насекомоядных птин. Здесь мы должны вкратце рассмотреть, как вопрос об относительной съедобности освещается данными о пище летучих мышей и квакш.

Паультон свел много важных данных о сочетании предостерегающей окраски и несъедобности. Эти данные приведены в его ценной работе о питании летучих мышей [516]. Коллекция крыльев бабочек, собранная Карпентером в Уганде, в месте, где отдыхали летучие мыши, состояла из 20 бражников, принадлежащих к 7 видам, и 1 представителя *Noctuidae*. Все они, без исключения, были криптически окрашены.

Сходные результаты получены и с британскими летучими мышами, вероятно ушанами *(Plecotus auritus)*. На чердаках, под навесами и в тому подобных местах в 8 весьма отдаленных друг от друга пунктах (7 в Англии и 1 в Шотландии) были собраны крылья бабочек. В этой коллекции, состоящей из 1328 особей, наблюдалось резкое преобладание совок *(Noctuidae)*, и все особи, за исключением 16, принадлежали к видам с криптическими окраской и инстинктами. Все обычные бабочки, известные в качестве несъедобных, полностью отсутствовали. Очень любопытно в этом списке видов то, что он убедительно доказывает избирательность поедания. Сколь ни важны опыты над насекомоядными в неволе, но данные о животных, лишенных привычного разнообразия пищи и свободы выбора, значительно менее показательны и надежны, чем материалы, которые нам непосредственно дают в столь большом масштабе сами летучие мыши. Эти данные подтверждают теорию Уоллеса о значении и развитии покровительственной (критической) и противоположной ей предостерегающей (апосематической) окрасок животных, теорию, уже подтвержденную наблюдениями и опытами над другими насекомоядными животными.

Питание квакш в связи с окраской и съедобностью насекомых. Наблюдения автора настоящей книги над естественной пищей некоторых квакш в Португальской Восточной Африке [111] и на Канарских островах [112] показали, что и эти хищники, принадлежащие к совсем иному классу, оставляют нетронутыми насеко-

мых с яркой окраской. Среди общего числа 11 585 животных, извлеченных из 995 лягушек, принадлежавших к 8 разным видам, только 20 особей (0,17%) относились к типично апосематической группе. Цифры приведены в табл. 7, где подытожены данные по жертвам, относящимся к разным отрядам.

Таблица 7

Состав насекомых, извлеченных из желудков квакш

Жертвы, извлеченные из желудков	Прямокрылые	Полужестокрылые	Жуки	Двукрылые	Перепончатокрылые	Пауки	Всего особей
Общее число определенных жертв	63	705	273	193	10300	51	11585
Число апосематических жертв	0	4	4	5	7	0	20
Процент апосематических жертв	0,00	0,58	1,48	2,63	0,68	0,00	0,17

ВОСПРИЯТИЕ ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩЕЙ ОКРАСКИ ХИЩНИКАМИ

Глава 18

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ОБУЧЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ХИЩНИКОВ НА ОПЫТЕ

В предыдущей главе мы рассмотрели значение и эффективность предостерегающей окраски для апосематического животного — потенциальной жертвы нападения. Мы видели, что имеется связь между предостерегающей окраской и опасными свойствами или несъедобностью. Мы видели, что эти свойства, в общем, действенно защищают от хищников.

Мы должны теперь подойти к вопросу с другой стороны, с точки зрения нападающрго. Здесь перед нами два направления исследований: во-первых, необходимы некоторые исследования поведения хищных животных; во-вторых, нужны определенные доказательства выбора пищи и избирательного поедания.

АПОСЕМАТИЧЕСКУЮ ЖЕРТВУ ИЗБЕГАЮТ НЕ ИНСТИНКТИВНО, А В РЕЗУЛЬТАТЕ ОПЫТА

Если предостерегающая окраска имеет какое-либо значение, Приводя к распознаванию несъедобности ее обладателя или наличия у него опасных свойств, то она может иметь ценность лишь в том случае, если враги инстинктивно оставляют в покое апосематических животных или же выучиваются их не трогать. Что касается инстинктивного избегания, имеются исчерпывающие данные по хищникам из разных классов позвоночных.

Относительно птиц — одной из первых гр\пп, исследованных в этом отношении,—Ллойд Морган ясно показал, что птенцы не избегают опасной или несъедобной добычи инстинктивно. Сначала они клюют без разбора все, что подходит по размерам. Жуки-мягкотелы *(Cantharididae)* и божьи коровки, апосематические гусеницы вроде медведицы *Hypocrita facobaeae,* «черви», изготовленные из красной шерсти,— все это неизменно пробуется и только потом, в результате опыта, отвергается [414].

То же, повидимому, верно и в отношении молодых или неопытных млекопитающих, ящериц и рыб. Сходным образом, у лягушек

и жаб, где движение жертвы привлекает внимание хищника и ведет к ее поеданию, тоже вначале пробуется все, что подходит по размеру.

Поэтому мы здесь рассмотрим, в какой мере хищные животные способны обучаться в результате пробного поедания, в какой мере они способны ассоциировать внешний вид со вкусом и в какой мере запоминают, что не нужно трогать предметы, непригодные для еды?

Эти вопросы очень важны, ибо от ответа на них зависит возможность объяснить значение и происхождение предостерегающих окрасок и мимикрии. Если животные едят все без разбора (как утверждает, например, МакАти в своих возражениях против теории предостерегающей окраски), то апосематическая внешность не имеет никакого биологического значения. Этот вопрос освещают многие опыты, проведенные в целях изучения действенности покровительственной и предостерегающей окрасок, например опыты, проделанные Паультоном [494, 496], Беддардом [33], Финном [171], Джеддом [297], Маршаллом [395], Притчет [529], Рейгардом [538], Пококком [482], Суиннертоном [609], Карпентером [79], Джонсом [290, 291], Карриком [88] и др. Объектами этих опытов были главным образом млекопитающие и птицы, и поскольку я буду иметь случай рассмотреть реакции поедания у этих двух групп в главе, об избирательном поедании, то следует привести здесь лишь одно или два убедительных наблюдения.

ДОКАЗАТЕЛЬСТВО ОБУЧЕНИЯ НА ОПЫТЕ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Алькок дал нам очень живое описание поведения гималайского медвежонка, которому была предложена несъедобная добыча. Этот медвежонок был взят прямо из берлоги и жил почти на свободе в большом саду. Сообщение Алькока относится непосредственно к рассматриваемому вопросу и будет изложено его же словами: «В этой стране есть саранчевое, окраска которого сразу показывает,что оно непохоже на остальных. Вместо зеленой или бурой окраски, свойственной большинству прямокрылых, стремящихся к незаметности, оно черного цвета, имеет светлокрасные поперечные полосы на теле и яркие желтые пятна на надкрыльях и поэтому бросается в глаза. Если его тронуть, оно выделяет раздражающую жидкость неприятного запаха, и вы начинаете подозревать, что его цвета предназначены объявлять об этом неприятном свойстве всем, кого это может касаться. Во всяком случае, я решил посмотреть, сойдется ли мнение моего маленького медвежонка по этому вопросу с моим. Однажды вечером я предложил ему одного из этих «горящих» саранчевых, которые называются *Autarches miliaris.* Одного запаха было достаточно, чтобы заставить медвежонка недовольно вывернуть самым комичным образом наружу свою нижнюю губу. Через некоторое время я снова предложил ему это насекомое, а он, поднявшись на задние ноги, выбил его у меня лапой из руки совершенно так, как он делал, когда ему предлагали зажженную сигару. Несколько раз после этого я приносил ему это саранчевое, и одного вида насекомого было достаточно, чтобы медвежонок отворачивался. Если же я подсовывал ему насекомое, то медвежонок вышибал его у меня из руки сильным ударом лапы, а если бы я попытался сунуть ему насекомое в рот, то он, несомненно, укусил бы меня» [2].

Другой пример быстрого обучения среди млекопитающих — это толстый лори *(Nycticebus coucang),* принадлежавший Макензи. Это животное готово было съесть почти любое насекомое, но в Маймио, в Бирме, встречался один вид прямокрылых, которого лори, раз попробовав с неприятными для себя последствиями, уже больше не трогал [387].

Опыты, проведенные Филлипсом [463] на Цейлоне с тонким лори *(Loris tardigradus),* подтверждают факт выбора и указывают на несъедобность предлагаемых апосематических насекомых. Это животное поедало многих бабочек, но на некоторых, а именно на медведиц *(Arctiidae),* тонкопрядов *(Hepialidae)* и на виды *Papilio* с красным телом, оно и не глядело, а если иногда и хватало их по ошибке, то немедленно отпускало, не убивая.

ВЫРАБАТЫВАНИЕ НАВЫКОВ ИЗБЕГАНИЯ У ПТИЦ

Факты обучения и выбора у птиц описаны в следующей главе^ Здесь я должен только упомянуть о работе Ллойд Моргана, классические опыты которого над птенцами ясно показали, что выбор пищи зависит не от врожденных инстинктов, а от индивидуального опыта. Цыплята не избегают опасных или несъедобных предметов инстинктивно, но клюют сначала все, что им попадается, если только размеры подходят. Все должно быть изучено и испытано на собственном опыте. Но у них хорошая память. Ллойд Морган пишет: «Повидимому, нет никакой врожденной способности различать съедобные и несъедобные предметы, либо выбирать приятные или неприятные. Это индивидуально приобретаемая способность. Но вскоре они узнают, что годится в пищу, а что неприятно, и быстро ассоциируют внешний вид со вкусом». Гусеницы медведицы *Hypocrita,* жуки-мягкотелы и божьи коровки" неизменно сначала пробовались, и лишь в результате опыта избегались. В его опытах способность выучиваться быстро, после одной или двух проб, ясно проявилась у цыплят, утят и птенцов шотландской белой куропатки (грауса). После пробы, испытав ужаление пчел, они быстро выучились избегать этих насекомых и не стали трогать ни их, ни пчеловидных мух *(Eristalis),.*

которые внешне напоминают пчел. С другой стороны, если удавалось сразу проглотить пчелу без дурных последствий, птенец клевал и вторую п не избегал пчелОБИДНЫХ мух.

Ллойд Морган проводил опыты с цыплятами, скармливая им разные зерна, вымоченные в чем-либо неприятном, пока не обнаружил, что у него больше нет корма, к которому у цыплят не выработалось бы отрицательного отношения. Цыплята, таким образом, оказались под серьезной угрозой голода, несмотря на изобилие корма.

Хотя индивидуальный опыт, основанный на пробах, и играет столь важную роль в образовании навыков, не следует забывать, что в некоторых случаях птенцы обучаются навыкам выбора пищи, подражая родителям. Это наблюдается, например, у птенцов белой трясогузки *(Motacilla alba),* которых сопровождают родители, когда эти птенцы учатся искать себе пропитание. Во время этого обучения, которое можно наблюдать летом почти на любой дороге или поляне, птенцы замечают, каких насекомых им приносят и как их ловят, и быстро усваивают необходимые навыки.

Вороны пользуются репутацией сообразительных птиц, и поэтому особенно убедительны следующие наблюдения Мандерса, сделанные на Цейлоне. Он пишет [390]: «Сегодня утром я видел старую ворону и двух воронят. Один из птенцов держал в клюве кость с куском хряща, который был так крепко соединен с костью, что птенец не мог его оторвать. Кость только поднималась при каждом усилии птенца, так что он в конце концов бросил ее. Тогда старая птица, стоявшая все время рядом, подошла к кости, стала на нее ногами и, создав таким образом опору, без труда оторвала хрящ; после двух или трех попыток птенец сделал то же самое. Старая ворона держала кусок вареного картофеля, от которого отрывала куски и давала их уже оперившемуся птенцу, сидевшему рядом. Оторванные кусочки картофеля, лежащие на земле привлекли внимание нескольких других ворон, которые подлетели и начали их клевать. Увидев это, птенец тоже начал клевать, хотя до их прилета и не делал попыток к этому».

ВЫРАБАТЫВАНИЕ НАВЫКОВ ИЗБЕГАНИЯ У ЯЩЕРИЦ

Один из первых опытов изучения скорости образования навыков у ящериц был проделан Паультоном [496]. Он описал случай с хамелеоном, который, попытавшись съесть пчелу и буд\чи ужален ею, отказался иметь дело с этими насекомыми, хотя это было здоровое животное, жадно поедавшее других покровительственно окрашенных насекомых. «В течение многих месяцев после этого я через разные промежутки времени пускал в клетку пчел. Но образование хамелеона в этом отношении оказалось вполне

законченным: одного опыта было достаточно, и больше он пчел не трогал».

Описывая поведение стенной ящерицы *(Lacerta muralis),* которой была предложена стеклянница-шерпшевидка *(Trochilium crabroniformis),* Паультон показал, как быстро эти животные могут приобрести опыт. При первой встрече ящерица казалась очень осмотрительной: она внимательно разглядывала насекомое со значительного расстояния, осторожно приблизилась к нему и схватила также с величайшей осторожностью, «ведя себя совершенно так, как поступала бы с осой и пчелой» [496]. Обнаружив обман, она съела стеклянницу . Через несколько дней другая бабочка этого же вида была предложена той же ящерице, «но урок уже был выучен, насекомое было тут же схвачено, без особых предосторожностей, и сразу съедено».

В своих опытах с ящерицами Притчет обнаружила, что *Sceloporus floridanus* (сем. *Iguanidae)* и *Gerrhonotus infernalis* (сем. *Anguidae),* сначала схватив черных с желто-коричневым жуков-нарывников *Lytta fulvipennis,* сразу отбрасывали их, а когда на другой день этих жуков снова впустили в террарий, оказалось, что большинство ящериц уже выучилось не трогать их [529].

Эти факты показывают, что поедание данного насекомого или отказ от него зависит от результатов ранее приобретенного опыта; этот вывод подтверждается экспериментами и наблюдениями над весьма разными группами позвоночных животных.

ВЫРАБАТЫВАНИЕ НАВЫКОВ ИЗБЕГАНИЯ У БЕеХВОСТЫХ АМФИБИЙ

С лягушками и жабами было проделано меньше экспериментальных работ, касающихся проблемы приспособительной окраски. Поэтому я хочу здесь подробнее рассмотреть данные по бесхвостым амфибиям, чтобы попытаться показать связь умственных способностей и образа питания этих животных с теорией предостерегающей окраски.

Бесхвостые амфибии в целом представляют благодарный материал для таких исследований, как в силу относительной простоты их реакций поедания, так и в силу того, что они охотятся и выбирают пищу исключительно с помощью зрения. Реакция поедания у лягушки или жабы относительно проста, будучи в основном автоматической и рефлекторной: нервномышечный комплекс пускается в ход при соответствующем возбуждении, вызываемом видом двигающейся жертвы. Теперь мы должны попытаться решить следующий вопрос: обладают ли эти животные неизменным инстинктом поедания, т. е. осуждены ли они всю жизнь хватать любой предмет, съедобный или несъедобный, которому случится возбудить рефлекс поедания, или

же, наоборот, в образе питания играют роль понятливость, индивидуальный опыт, ассоциации и память, которые видоизменяют поведение, основанное на инстинктивном автоматизме? Короче говоря, едят ли бесхвостые амфибии все без разбора или же они выбирают пищу?

Ошибочность мнения, что лягушки и жабы не выбирают пищу. Самые ранние опыты по избирательности питания у бесхвостых амфибий были проделаны Бутлером [73] и Паультоном [494]. Изучая съедобность различных насекомых, Бутлер обнаружил, что лягушки, испробовав и отвергув с признаками неудовольствия ярко окрашенных гусениц крыжовниковой пяденицы *(Abraxas grossulariata)* и пяденицы *Halia (Itame) wavaria,* больше их не трогали. Паультон указал, что квакши предпочитают комнатных мух бабочкам. Но доказательства избирательности поедания у лягушек в этих ранних опытах неубедительны. Например, квакша *Hyla arborea,* изучавшаяся Паультоном, отказывалась от ос и божьих коровок, но поедала пчел *(Apis* и *Andrena).* Другие наблюдения, проделанные Кирклендом [312], Гарманом [200], Харгитом [228], МакАти [376] и др., показали, что жабы едят ос *(Polistes, Vespa),* клопов *Anasa tristis,* колорадского картофельного жука *(Leptinotarsa decemlineata)*, муравьев и многие другие хорошо защищенные формы, и были использованы в доказательство того, что эти амфибии более или менее безразличны как к предостерегающим окраскам, так и к защитным свойствам, о которых предупреждают эти окраски. Так, например, «наполовину прирученная» жаба съела большое число жалящих насекомых предложенных ей МакАти, «хотя временами она проявляла заметные, хоть и забавные признаки неудовольствия. Примерно за час жаба съела не менее 30, а может быть, даже 40 перепончатокрылых. Она наконец удалилась, очевидно, покидая место, характеризовавшееся такой крайне пряной пищей, от которой, тем не менее, она, повидимому, не могла отказаться» [376].

Харгитт, кормивший квакш *(Hyla)* различными насекомыми, пришел к сходному выводу. «Я кормил их преимущественно мухами, мелкими жуками, кузнечиками, пауками и т. д. Однажды в террарий была пущена оса, сразу же начавшая летать по клетке и ползать по ее стенам. Прошло лишь несколько мгновений, квакша нетерпеливо прыгнула и поймала добычу. А затем разыгралось чрезвычайно интересное представление. Едва только оса была схвачена, она тут же очутилась во рту и в ответ ужалила квакшу. Квакша проявила живое понимание этого факта и сделала видимую попытку выбросить осу. Но процесс заглатывания зашел слишком далеко и был завершен без дальнейших помех, причем квакша не проявляла дальнейших признаков неудовольствия. На следующий день операция была повторена и прошла почти таким же образом». Отсюда автор делает заключение: «Можно сомневатькя, проявляют ли амфибии какую-либо особую разборчивость на основе приобретенного опыта такого типа» [228].

Детальные эксперименты, проделанные в 1911 г. Шеффером [557], а в 1934 г. в больших масштабах автором, приводят к совершенно иному выводу и показывают важное значение личного опыта при избирательном поедании. Я процитировал выше описания опытов МакАти и Харгитта, чтобы показать, как легко при недостаточности данных прийти к ложным концепциям. В моих опытах над жабами, описываемых ниже, 31 особь из 34 (т. е. 91%) съели в общей сложности 86 пчел. Если бы опыты были прекращены на этой стадии, то какой же можно было бы из них сделать вывод? Конечно, тот, что пчел нельзя считать ни несъедобными для этих амфибий, ни хорошо защищенными от них. А из дальнейших опытов стало совершенно ясно, что имеет место нечто прямо противоположное.

Реакция отказа у лягушек. Опыты, проделанные Шеффером [557], чтобы проверить легкость, с которой лягушки выучиваются избегать неприятной пищи (волосатых гусениц и химически обработанных или заряженных электричеством земляных червей), проливают достаточный свет на реакции поедания и сообразительность этих животных, ставя вне сомнения, что: во-первых, лягушки не избегают несъедобной добычи инстинктивно; во-вторых, они после немногих проб выучиваются различать съедобную и несъедобную пищу; в-третьих, урок запоминается по крайней мере на 10 дней. Касаясь быстроты обучения, Шеффер пишет: «Лягушка *Rana clamata* начинала избегать волосатых гусепиц самое большее после 4 проб; калифорнийская лягушка *(Rana sytvatica)* приобретала навык за 7 проб; у леопардовой лягушки *(Rana virescens)* этот же навык возникал за 4 пробы: 3—в один день и 1—на следующий...» Интересно заметить, что от волосатых гусениц лягушки отказывались, «хотя поедалось более 20 различных типов насекомых»,— наблюдение, подтверждающее способность лягушки к выбору.

ВЫРАБАТЫВАНИЕ НАВЫКОВ ИЗБЕГАНИЯ У ЖАБЫ

В течение лета и осени 1933 г. я провел длинную серию опытов по изучению реакции питания, образованию навыков и памяти у обыкновенной се-рой жабы *(Bufo bufo).* Эти опыты представляли собой попытку дать надежное экспериментальное доказательство эффективности оборонительных приспособлений пчел в качестве средства защиты от жаб; другими словами, надо было определить, приемлемы ли пчелы для этих животных или неприятны и (если пчелы действительно окажутся неприятной добычей)

выяснить, насколько быстро жабы выучиваются узнавать и избегать насекомое. Предстояло также выяснить, надолго ли запоминается раз выученный урок.

Подопытные жабы помещались каждый раз поодиночке на полочку перед летком улья. Жабу помещали у самого входа, мордой к нему, и давали ей возможность свободно и без помех поедать выходящих и прилетающих пчел, пока жаба добровольно не заканчивала опыт, рано или поздно спрыгивая с полочки. Каждая жаба испытывалась таким способом дважды в день на протяжении 7 дней подряд.

Для того чтобы получить определенные результаты и по возможности избежать ошибок, связанных со случайностью — с действием погоды и изменением состояния ульев,— были приняты следующие меры предосторожности: 1) опыты были предприняты в большом масштабе, на 33 жабах (исключая одну, которая погибла); в общем было сделано 714 опытов, которые заняли более 40 часов; 2) жабы были в опытных целях разделены на 5 групп, с каждой из которых опыты были начаты в разное время и проводились независимо; 3) из 7 имевшихся ульев избирался один; этим путем, а также подбором времени дня с подходящей погодой, удавалось поддерживать достаточное постоянство в отношении активности и количества наличных пчел; 4) каждая жаба голодала в течение недели до начала опыта и ей не давалось во время опыта никакой пищи, помимо съедаемых ею пчел; 5) каждой жабе в течение суток, следовавших за последним посещением улья, т. е. по окончании опыта, давалась пробная порция мучных червей.

Наблюдение над питанием отдельных жаб. В первой серии опытов, обозначенной в качестве эксперимента I, были индивидуально испытаны описанным выше методом 34 жабы по два раза в день в течение недели, причем тщательно регистрировалось их поведение во время опыта. Ниже в качестве примера приводятся данные по особи № 18, самке длиной 74 *мм.*

5 сентября. Помещенная на полочку улья № 1 жаба рассматривала улетающих н прилетающих пчел с явным интересом: голодная и не проявлявшая никаких признаков страха по отношению к насекомым, она трижды прыгала на пчел, выходящих из улья, но промахивалась. Четвертая попытка была успешной, жаба пойтала и проглотила пчелу, видимо, без вреда. Вслед за тем были быстро схвачены и проглочены еще 3 пчелы подряд. Будучи, повидимому, ужалена последней пойманной пчелой, жаба проявила признаки плохого самочувствия — закрытые глаза и рвотные движения. Не обращая больше внимания на пчел, она отползла на край полочки, часто закрывая глаза, и через 7 мин. спрыгнула с нее. Будучи вторично помещена на полочку улья № 1, она несколько мгновений следила за пчелами у входа, затем решительно повернулась, отошла на край полочки и спрыгнула вниз.

6 сентября. На улье № 1. Поймала и проглотила пчелу; была ужалена в рот изнутри. Производя рвотные движения, жаба с закрытыми глазами отползла от входа. Через 3,5 мин. съела вторую пчелу. Через 7,5 мин., хватая и глотая третью пчелу, была ужалена снова. После рвотных движений и моргания глазами, длившихся 1,5 мин., начала ходить взад и вперед по полочке, подобно часовому. На 10-й минуте спрыгнула. Будучи снова помещена на полочку, повернулась и на 13-й минуте спрыгнула.

7 сентября. На улье № 7. Съела пчелу. Затем отскочила при приближении другой ползающей пчелы. На 2-й минуте съела вторую пчелу, после чего наблюдались конвульсивные движения горла и общие признаки недомогания. Жаба, вероятно, была ужалена. Съев вскоре после этого третью пчелу, она, повиддмому> начала пугаться ползавших вокруг нее пчел, трижды отступая при приближении насекомых. На 15-й минуте была схвачена и проглочена четвертая пчела, но жаба при этом была ужалена в язык. Опять отходит от ползающих пчел и спрыгивает на 17-й минуте. Будучи снова помещена на полочку, спрыгнула на 18-й минуте.

8 сентября. На улье № 7. Повернулась, следя за двумя-тремя пчелами, ползающими по полочке, а затем отошла от них, не пытаясь поймать; спрыгнула через 2 мин. Возвращена на попочку; не трогает пчел, находящихся на расстоянии броска, поворачивается и уходит. Затем возвращается, следя за движениями насекомых, но после продолжительного наблюдения спрыгивает на 5-й минуте от начала опыта.

9 сентября. На улье № 7. Опустив голову и закрыв глаза, отступила при виде приближающихся пчел, а затем отвернулась от пчел, проходящих через леток. Спрыгнула через 2 мин. Возвращена на место. Немедленно отошла и на 3-й минуте спрыгнула.

10 сентября. На улье № 1. Сразу же отвернулась, отошла на конец полочки и спрыгнула на 11-й минуте. Возвращена на место. Следила за находившимися поблизости пчелами, затем повернулась и на 13-й минуте спрыгнула.

11 сентября. На улье № 7. Много пчел, легко доступных, но жаба их не трогает. Повернулась, следя за их движениями, но не стала приближаться, медленно отошла, решительно отворачиваясь и проходя мимо пчел, находящихся рядом; спрыгнула на 5-й минуте. Возвращена на полочку, но почти сразу спрыгнула.

После этого, при пробном кормлении, проделанном, чтобы показать, что отказ от пчел был вызван их несъедобностью, а не какой-либо другой причиной (болезнью, сытостью или отсутствием аппетита), жаба съела 36 мучных червей.

Изменение поведения в связи с индивидуально приобретенным **опытом.** Если рассмотреть эксперимент I в целом, то, быть может, самым интересным его результатом оказывается очень заметное изменение поведения жаб в ходе эксперимента по мере того как эти животные приобретают опыт. Это изменение тем более примечательно, что оно более или менее ясно выражено у каждой проверявшейся жабы. Образуется ассоциация между внешним видом пчелы и раздражением — ужалением или неприятным вкусом; изменения инстинктов питания и всего поведения столь быстры и определенны, что даже случайный наблюдатель не может этого не заметить.

Сначала перед нами неопытная, необученная жаба. Она ведет себя настороженно, как бы изучая окружающее. Заметив пчелу, она поворачивается к насекомому и быстрыми движениями приближается к нему или же подкрадывается осторожно, как кошка к птице, часто останавливаясь и все время глядя на добычу с неослабевающим вниманием. Брюшко приподнято над землей. Каждое движение добычи подстерегается, голова движется из стороны в сторону или тело поворачивается так, чтобы цель всегда была перед глазами,, Подойдя на расстояние прыжка, жаба останавливается и замирает, как хорошо обученная охотничья собака при виде дичи. Голова приподнята, спина вогнута, тело подобрано. Затем быстрый бросок вперед, почти невидимое движение языка — и пчела оказывается во рту.

Сравним с этим жабу, уже наученную горьким опытом. При виде пчелы она поворачивается спиной к «врагу» и забивается в угол; ее тело уплощено и прижато к земле, голова опущена, глаза закрыты и втянуты, ноги расставлены в стороны; оставаясь инертной, она не проявляет никаких признаков интереса к насекомым. Если пчела приближается, жаба выражает неудовольствие, отползает, отходит или отпрыгивает, как будто в страхе, время от времени помахивая головой или отирая рот передней лапой, как бы для удаления неприятного вкуса. Жаба может даже проявить признаки крайнего испуга, съеживаясь или возбужденно прыгая, сбрасывая воображаемых насекомых со спины сильными движениями ног и с предельной скоростью отступая от врага.

Но вот, в заключение опыта, хорошо обученной жабе предлагаются мучные черви, Нормальное поведение при еде немедленно восстанавливается. Интерес- к движущейся добыче сейчас же возобновляется, страх и нерешительность сменяются обычными охотничьими движениями, внимательной слежкой, быстрым приближением и поглощением добычи.

Быстрота образования навыка. Обратимся теперь к цифровым данным. Из 34 испытанных жаб 31 (91%) съели за неделю 125

пчел. Очень существенно распределение этих цифр по дням опыта. Вот цифры, характеризующие поедание в различные дни опыта:

Дни опыта	1	2	3	4	5	6	7
Число жаб, поедавших пчбй	25	16	10	6	5	3	0
Число съеденных пчел . .	45	41	18	10	8	3	0

Падение числа съеДвйЙй* ШШ с 41 на 2-й день до 18 на 3-й очень показательно (рис, 54)*

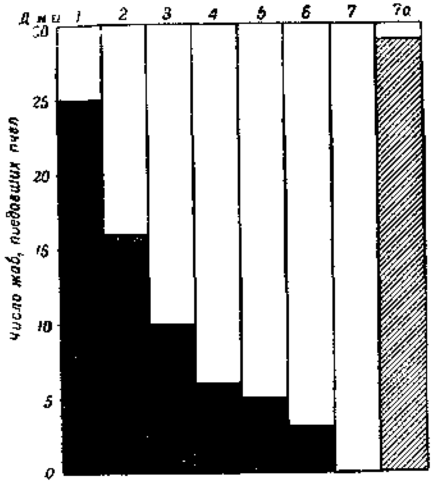


Рис. 54. Диаграмма, показывающая число жаб, поедавших пчел в течение 7 последовательных дней, и число жаб, поедавших мучных червей по окончании эксперимента (7а)

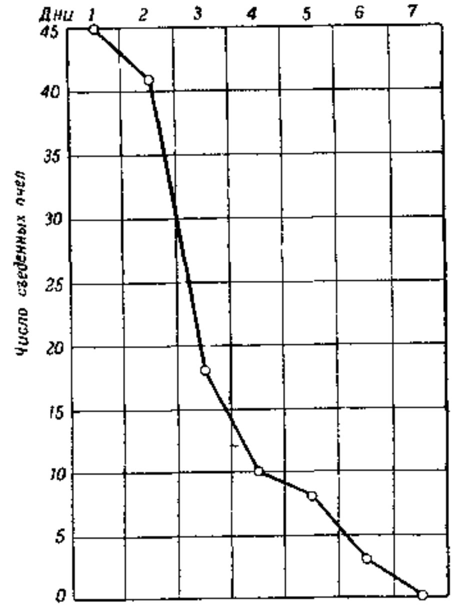


Рис. 55. Кривая, показывающая число пчел, съедавшихся 34 жабами в течение 7 последовательных дней эксперимента.

Рассматривая данные по отдельным жабам, мы обнаружили большую изменчивость в темпах обучения, измерялись ли они временем обучения, числом съеденных пчел или числом ужалений, полученных прежде, чем выработался навык отказа от этого вида пищи. Стоит отметить, что и самые медленно обучаемые жабы выучили свой урок на седьмой день, когда ни одна из 33 особей, закончивших обучение, не стала трогать пчел. Другой очень интересный факт заключается в том, что «из 33 подопытных жаб

Таблица 8

Число пчел, съеденных отдельными жабами за каждый из 7 дней во время экспериментов I и II

№ жабы	Эксперимент I: дни — съедено пчел: 1	2	3	4	5	6	7	всего	съедено мучных червей (за 7-й и 8-й дни)	Эксперимент II: дни — съедено пчел: 22	23	24	25	26	27	28	всего	съедено мучных червей (за 28-й и 29-й дни)
16	0	4	0	0	0	0	0	4	21	0	0	0	1	0	0	0	1	8
17	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6
18	4	3	4	0	0	0	0	11	36	3	2	1	2	0	0	0	8	38
19	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	3
20	1	0	0	0	0	0	0	1	12	0	0	0	0	0	0	0	0	12
21	2	6	1	0	0	1	0	10	24	4	4	0	0	0	0	0	8	19
22	1	4	1	0	0	0	0	6	0	0	0	1	0	0	0	0	1	11
23	2	3	2	0	0	0	0	7	19	0	0	0	0	1	0	0	1	16
24	0	1	0	1	0	0	0	2	29	0	0	0	0	0	0	0	0	23
25	1	0	0	0	0	0	0	1	18	0	0	1	0	0	0	0	1	10
26	4	5	3	1	3	1	0	17	4	1	2	0	3	0	0	0	6	0
27	1	3	1	4	2	1	0	12	11	3	1	0	0	1	0	0	5	16
28	2	3	2	2	0	0	0	9	0	1	0	1	0	1	2	0	5	0
29	1	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0	10
30	2	0	0	0	0	0	0	2	7	0	0	0	0	0	0	0	0	5
31	1	0	0	0	0	0	0	1	12	0	0	0	0	0	0	0	0	11
32	1	1	0	0	0	0	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	13
33	1	0	0	0	0	0	0	1	9	0	0	0	0	0	0	0	0	12
Итого	24	33	14	8	5	3	0	87	219	12	9	4	6	3	2	0	36	213

не менее 10 выучились совершенно избегать пчел после единственного пробного поедания. В 9 из этих случаев жаба съедала пчелу при первом посещении улья, и во время последующих визитов на протяжении недели не хотела даже прикасаться к этим насекомым». Эти результаты тем более замечательны, что жабы были голодны, не получая никакой другой пищи, кроме пчел, на протяжении по крайней мере двух недель. Это состояние обнаружилось при контрольном кормлении мучными червями после окончания опыта, когда 29 из этих жаб съели в общей сложности 444 мучных червя (рис. 55).

Устойчивость ассоциации. С целью испытания памяти жаб, научившихся избегать пчел, была проделана вторая серия опытов (обозначенная как эксперимент II). Эти опыты были произведены над 18 жабами, прошедшими за две недели до того обучение в эксперименте I и в течение этого промежутка времени остававшимися без пищи. Как и прежде, в конце опыта было произведено контрольное кормление мучными червями. Результаты этих и предыдущих опытов сведены в табл. 8 и 9.

Таблица 9

Скорость обучения отдельных жаб в экспериментах I и II, выраженная числом проб, необходимых для установления навыка отказа

№ жабы	Съедено пчел: эксперимент I	эксперимент II	№ жабы	Съедено пчел: эксперимент I	эксперимент II
16	4	1	25	1	1
17	0	0	26	17	6
18	11	8	27	12	5
19	0	0	28	9	5
20	1	0	30	1	0
21	10	8	31	2	0
22	6	1	32	1	0
23	7	1	33	2	0
24	2	0	34	1	0

Если мы рассмотрим эти данные, сравнивая цифры за оба недельных периода, можно заметить ряд интересных фактов. Прежде всего, общее число жаб, поедавших пчел, падает с 16 до 9, а общее число съеденных пчел — с 87 до 36. Эти различия, наблюдающиеся в последовательных ежедневных данных, отчетливо выражены на рис. 56 и 57.

Во-вторых, если мы сравним быстроту обучения у отдельных жаб в обоих экспериментах, то можно видеть, что ни в одном случае ни одна жаба не съедала больше пчел во втором эксперименте, чем в первом. С другой стороны, за исключением жабы

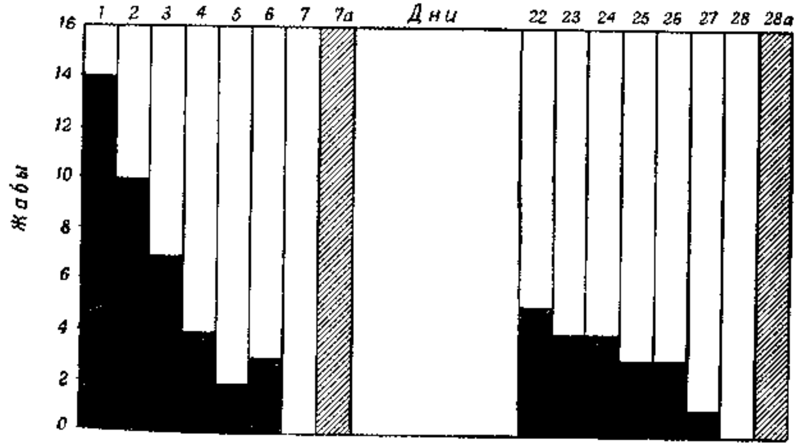


Рис. 56. Диаграмма, показывающая число жаб, поедавших пчел во время экспериментов I и II (изображено черным), и число жаб, поедавших мучных червей по окончании экспериментов (изображено штриховкой).

№ 25, съевшей по одной пчеле в каждом эксперименте, и жаб № 17 и 19, вообще отказавшихся от пчел, у каждой отдельной жабы выявилось уменьшение числа пробных поеданий, необходимых для усвоения того, что пчелы несъедобны. В ряде случаев это ускорение обучения очень заметно (как у № 22, 23, 26 и 27). Наконец, число жаб вообще отказывающихся от пчел, возрастает с двух в эксперименте I до девяти в эксперименте II.

Эти экспериментальные данные кажутся еще более поразительными, если мы вспомним, что, за исключением контрольного кормления мучными червями, проведенного немедленно по окончании эксперимента I, жабы в течение месяца не имели никакой другой пищи, кроме пчел, а перед началом второй серии опытов ничего не ели в течение 14 дней, так что перед началом второй серии опытов они были еще голоднее, чем перед началом первой серии, которой предшествовала лишь недельная голодовка.

Короче говоря, мы приходим к следующим выводам: 1) поедание пчел или отказ от них определяется главным образом индивидуально приобретенным опытом жаб; 2) инстинктивного избегания несъедобной добычи нет, и неопытные жабы жадно поедают пчел; 3) отдельные жабы, повидимому, сильно различаются по способностям и быстроте обучения; 4) даже в условиях голода-

ния и вопреки возрастанию чувства голода эти животные быстро выучиваются (в 10 случаях понадобился лишь один опыт) отказываться от пчел и избегать их, хотя жадно поедают других

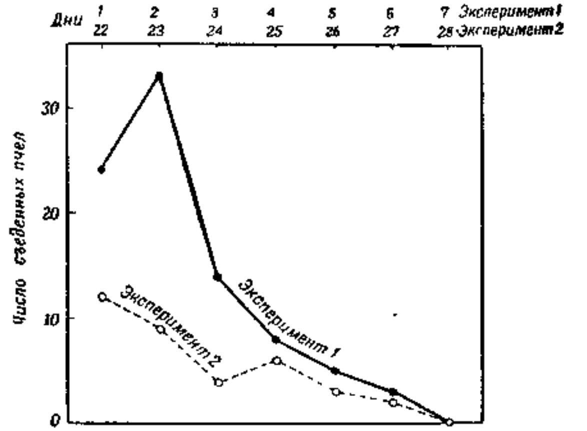


Рис. 57. Кривые, показывающие число пчел, съеденных 19 жабами, подвергавшимися проверке запоминания во время экспериментов I и II в течение 7 последовательных дней каждого опыта.

насекомых (мучных червей); 5) однажды выученный урок запоминается, во всяком случае, не менее чем на две недели; 6) жабы распознают различие в съедобности и могут отличать пчел от мучных червей и 7) пчелы весьма несъедобны для жаб и в общем хорошо защищены от их нападений.

Глава 19

ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ИЗБИРАТЕЛЬНОГО ПОЕДАНИЯ ХИЩНЫМИ ПОЗВОНОЧНЫМИ В ПРИРОДЕ

Критики теории предостерегающей окраски, мимикрии и покровительственной окраски сделали немало попыток преуменьшить роль психологических факторов в избрании жертвы и преувеличить роль «наличия пищи» как фактора, определяющего питание разных животных. Мы уже видели, что теория приспособительной окраски основывается по существу на двух категориях доказательств: во-первых, что у животных, могущих стать жертвой нападения, существует определенная связь между окраской и съедобностью; во-вторых, что разные насекомоядные или плотоядные хищники поедают свою добычу избирательно. В основе теории лежит съедобность или несъедобность жертвы и различное отношение к ней хищника. Поэтому для рассматриваемого нами вопроса очень важны факты распознавания и активного выбора жертвы или отказа от нее у различных хищников. Эти-то факты я и хочу рассмотреть.

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ПОЕДАНИЕ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Недавние исследования, например Капа [301] и Джонса [291], все более и более ясно показывают важную роль психологических факторов в выборе пищи. Например, Кац обнаружил, что обезьяны, принадлежащие к родам мартышек *(Cercopithecus)* и капуцинов *(Cebus),* проявляют заметное предпочтение определенных видов пищи. При одновременном предоставлении 7 сортов пищи одна и та же обезьяна всегда поедала их в одинаковом порядке, причем обнаруживались лишь слабые различия в избирательности между особями одного или разных видов. Общий порядок предпочтения был следующим. 1) виноград, 2) бананы, 3) яблоки, 4) морковь, 5) салат или капуста, 6) орехи, 7) хлеб.

Дальнейшие опыты показали, что этот порядок менялся в зависимости от характера предшествующей еды. Например, если обезьяне предварительно позволяли съесть большое количество винограда, то когда ей предлагался обычный набор из 7 видов пищи, виноград мог перейти с первого места в меню на последнее. То, что предварительно давалось в большом количестве, затем расценивалось ниже или вообще отвергалось.

Такое поведение показывает, как мало отражается доступность на результате. Наоборот, опыты Каца показали большое

сходство вкусовых предпочтений обезьяны со вь,}сами ребенка, я этот автор отмечает: «Их поведение при еде напоминает наше собственное поведение за столом... Вообще говоря, все правила, регулирующие поведение обезьян при еде, имеют свою параллель у человека».

Ценные сведения по психологии питания дают обширные и подробные опыты, проделанные в Танганьике Карпентером и посвященные относительной съедобности насекомых, определяемой на основании отношения к ним обезьяны. Из его многочисленных наблюдений, изложенных в интересной статье, опубликованной в 1921 г. [79], здесь достаточно привести одно или два, которые самым убедительным образом доказывают, что его обезьяна (один из видов *Cercopithecus)* учитывала различие в съедобности разных насекомых. Выходя на добычу со своим хозяином, она набрасывалась на одни виды, а др}гие —игнорировала, в соответствии с предыдущим опытом в отношении их вкусовых качеств. Основу меню этой обезьяны составляли разные покровительственно окрашенные саранчевые, а именно *Cyrtacanthacris ruficorms, C. cyanea, Catantops decoratus* и *C. melanostictus.* Однако обезьяна совершенно не трогала некоторые апосематические виды, и ее поведение по отношению к этим видам было поучительным. Одним из таких видов была кобылка *Dictyophorus productus* — тяжелое, толстое, неповоротливое насекомое, живущее открыто и имеющее сер^ю окраску с яркокрасным брюшком. Однажды, когда обезьяна увидела, что ей несут какое-то прямокрылое, она пришла в большое возбуждение; однако разглядев, что это *Dictyophorus,* обезьяна успокоилась. Она подняла кобылку с земли, обнюхала и положила ее снова. Чтобы подбодрить обезьяну, Карпентер сделал вид, что пробует кобылку. Тогда обезьяна лизнула ее, но, почувствовав выделяемую ею желтую жидкость, замотала головой, как бы для того, чтобы избавиться от неприятного вкуса, и больше уже не желала иметь дела с этим видом.Вскоре после этого она проворно схватила и съела крупное покровительственно окрашенное саранчевое *{Cyrtacanthacris cyanea)* длиной около 10 *см.* Четырьмя днями позже *ей,* до того как она успела что-нибудь съесть, был предложен другой *D. productus;* она осмотрела его, лизнула и бросила непсвper
врежденным. Охотясь десятью днями позднее, обезьяна поймала и съела другого крупного *C. cyanea,* совершенно игнорируя *Dictyophorus,* находившегося ра земле прямо перед ней.

Точно так же обезьяна отказалась и от *Zonocerus elegans* — крупной кобылки, заметной, неуклюжей, живущей открыто и имеющей яркую желтовато-зеленую окраску, с недоразвитыми красноватыми надкрыльями и с усиками, в окраске которых чередуются черные и оранжевые кольца. Когда обезьяне предложили эту столь заметную добычу, она лишь взглянула и больше не обращала на нее внимания. Затем обезьяне показали другую крупную

покровительственно окрашенную кобылку. Мгновенно вскочив, она схватила прямокрылое и поспешно сожрала его. Затем она вернулась к *Zonocerus,* обнюхала и потрогала его, но не стала пробовать. В связи с этим уместно напомнить и более поздние наблюдения Ламборна, упомянутые в гл. 15, о том, что нимфа *Zonocerus* оказалась слишком острой пищей для его котенка.

Я уже приводил также и данные Алькока о том, как его гималайский медведь, однажды попробовав дурно пахнущее прямокрылое *Aularches miliaris,* больше не хотел иметь с ним дело.

Много сведений об избирательном поедании у насекомоядных летучих мышей можно найти в ценной работе Паультона, о которой я упоминал выше [516].

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ПОЕДАНИЕ У ПТИЦ

Я уже упоминал (гл. 16) о наблюдении Бельта, что его куры и утки отказывались трогать ярко окрашенную красную с синим лягушку, которую им предложили. В качестве другого примера, когда птицы избегают бросающихся в глаза лягушек, я могу привести очень интересный случай, подробностями которого я обязан Керру. Речь идет о южноамериканской кариаме *(Cariama cristata),* крупной стройной птице, по внешности и образу жизни несколько напоминающей африканского секретаря, которому она, однако, вовсе неродственна. Она ведет по преимуществу дневной образ жизни и кормится на открытых равнинах смешанной пищей из змей, ящериц, мелких млекопитающих, насекомых и ягод. Одна такая птица содержалась в Парагвайском Чако Керром. Будучи совершенно ручной, птица пользовалась полной свободой. Она очень любила лягушек и привыкла ходить на прогулку со своим хозяином, лакомясь лягушками, которых ока искала под переворачиваемыми им камнями и бревнами. Таким образом, ее вкусы можно было наблюдать практически, в естественных условиях. Кариама проворно поедала различных криптических лягушек, находимых ею. Но она с первого же взгляда ничуть не сомневалась в несъедобности черного с желтыми и алыми пятнами ателопа Штельцнера *(Atelopus stelzneri).* Птицу никакие удавалось заставить тронуть эту ярко окрашенную и сильно пахнущую дичь.

Дальнейшие прямые полевые наблюдения избирательного поедания и разборчивости у птиц имеются у Моттрама [427]. Он указывает, например, что ласточки очень любят поденок, «либо хватая насекомых, отдыхающих на воде, либо ловя их, когда они поднимались в воздух. Трудно увидеть рой этих насекомых без охотящихся на них ласточек, так что, следя за этими птицами, рыболов узнает, когда начинать рыбную ловлю». Но очень редко приходилось видеть, чтобы ласточки трогали черное двукрылое *(Bibio johanms).* «Различия в трудности поимки не могут объяснить эту избирательность, ибо птица ловит других насекомых со столь же неправильным полетом... *Bibio johannis* часто летают над водой столь густыми роями, что птицы могли бы набить рот, просто пролетев сквозь рой,—способ питания, который ласточки часто применяют для ловли многих мелких насекомых, роящихся в воздухе». Сходные наблюдения были проделаны над выбором пищи камышевой овсянкой *(Emberiza schoeniclus),* которая специализировалась на склевывании поденок с поверхности воды, но которую «ни разу не видели ловящей *B. johannis*».

Некоторые интересные наблюдения Бриндли [142] ясно доказывают, что разные птицы распознают и сознательно избегают неподходящей добычи. Она пишет: «Прошлым летом я пыталась кормить лысух осами, насекомыми, которых обычно большинство птиц считает несъедобными и опознает в качестве таковых по их окраске. Живых ос, брошенных в воду, птицы не трогали, за исключением двух случаев, когда они были возбуждены дракой за другую пищу. В этих случаях один раз лысуха, а другой раз кряква схватили осу, но немедленно отбросили ее, отряхивая и вытирая свой клюв. Никогда они не трогали и хлеб с прикрепленной к нему живой осой. Это было не просто результатом недоверия к незнакомой пище, ибо, когда на хлеб была положена вместо осы разрезанная изюминка, все угощение было сразу же съедено».

Замечательная серия наблюдений, проведенных Клюйвером [313] над биологией европейского скворца *(Sturnus vulgaris)* в Голландии, дает важные косвенные сведения о~ том, что эти птицы в природных условиях хорошо разбираются в несъедобности насекомых. Клюйвер систематически извлекал пищу из зоба птенцов, которым ошейник, одеваемый на короткие периоды, мешал проглатывать пищу, приносимую родителями. За 3 года работы Клюйвер получил таким образом не менее 17 933 экземпляров животных, служащих для питания, в том числе 16 48i насекомых. Среди этого материала было 3307 бабочек, и в этом числе оказалась лишь одна пестрянка *Zygaena jilipendulae* и две медведицы *Hypocrita jacobaeae.* Среди 4490 жуков были лишь две божьи коровки *(Coccinella bipunctata* и *C. conglobata),* а среди 799 перепончатокрылых — лишь одна роющая оса *{Crabro cribrarius)* и ни одной пчелы или шмеля. Такие пробелы в списках жертв очень показательны, в особенности если учесть, что данные получены за три сезона, что территория питания колонии составляла более 25 *га* и что упомянутые виды насекомых очень обильны и очень заметны в природе.

Много других сведений о разборчивости птиц можно найти в уже упомянутых исследованиях Джонса. В частности, мы можем отметить здесь предпочтения, которые выказывают по отношению к разным семенам и зернам кардиналы, дрозды и

трупиалы. В двух опытах птицам предлагались 8 типов семян, а именно подсолнух, кукуруза, конопля, сорго, пшеница, просо, гречиха и репное семя. Они предлагались сначала порознь, в отмеренных количествах, а затем тщательно перемешанными. После посещения птиц производился учет съеденного. Обсуждая результаты, Джонс пишет: «Эти два опыта непосредственно приводят к заключению, что поедаемость определяется вкусами птиц, предлагаются ли пищевые продукты порознь или в смеси; выбор должен основываться на быстро распознаваемых внешних различиях в пищевых продуктах однотипного характера; в условиях опыта порядок поедания определялся скорее вкусами, чем количеством или наличием» [291].

Не стоит приводить здесь дальнейшие примеры разборчивости птиц. Ценные данные по этому вопросу можно найти в работах Ллойд Моргана [414], Била [28, 32], Суиннертона [609], Пококка [482] и др. Но прежде чем перейти к следующей группе животных, я должен привести в заключение весьма замечательный случай разборчивости, а именно отбор разными птицами безвредных трутней медоносной пчелы. Неоспоримыми фактами в этом отношении мы обязаны Билу. В своем исследовании питания североамериканской городской ласточки *{Petrochelidon lunijrons)* он отмечает нахождение 34 пчел в 11 из 123 исследованных желудков; все пчелы оказались трутнями, не было и следа рабочих пчел [28]. Данные позднейшей работы [32] увеличивают число исследованных желудков до 375. В ней Бил говорит, что «были определены остатки 35 медоносных пчел *(Apis mellifera)* в 13 желудках. Возможно, что пчел было больше, но точно определить их остатки не удалось. Все они оказались трутнями. В какой мере птицы способны выбирать пищу, долгое время было предметом споров. Если учесть, что рабочие пчелы в улье несравненно многочисленнее трутней, становится очевидным, что охотящаяся птица должна была встретить много работниц, прежде чем ей попадался трутень. Следовательно, трутни определенно отбираются городскими ласточками, так как ни в одном желудке не удалось найти даже следов рабочей пчелы». Сходный отбор отмечен и у фиолетовой ласточки *(Progne sabis)*. В 5 желудках из 205 изученных содержались остатки пчел (всего 11), и все они оказались трутнями. Цифры, приводимые Билом в другой работе [29], показывают, что тиранн *Туrannич tyrannus* также выбирает трутней.

Наконец, помимо индивидуального отбора того типа, который мы здесь рассмотрели, следует помнить, что разные виды сильно отличаются по своим пищевым предпочтениям. Я имею в виду не различия в способах питания, зависящие от морфологических адаптации. Речь идет о различиях во вкусах у близких видов, различиях, столь хорошо известных и столь широко распространенных у диких птиц почти в каждом местообитании.

Например, певчий дрозд и черный дрозд постоянно отыскивают пищу в сходных условиях — в садах и на Л}гах, но добыча, котор>ю они отыскивают, неодинакова. Певчий дрозд обычно поедает улиток *[Helix nemoralis* и *H. aspersa),* черный дрозд редко трогает их. Первый предпочитает дождевых червей ягодам, второй предпочитает ягоды дождевым червям. Далее, кукушки питаются насекомыми там же, где кормятся также луговые коньки, жаворонки, чекканы и многие другие насекомоядные птицы, но эти виды редко едят волосатых гусениц, тогда как кукушка постоянно делает это. Такие различия имеются повсюду. Среди птиц, обитающих в живых изгородях, крапивник и завирушка различаются по пище. Ворона и грач, гнездящиеся на верхушках деревьев, питаются различной пищей. Различие в питании обнаруживается у птиц, живущих в лесах и на болотах, в горах, на лугах, на торфяниках и по берегам рек. Все они дают дополнительные доказательства этого положения. В каждом из этих типов среды доступная добыча в общем одинакова, тогда как поедаемая добыча различна. Это различие явно обусловлено не «пропорциональным численности поеданием» потенциальных жертв, а активным выбором.

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ПОЕДАНИЕ У ЯЩЕРИЦ

Обращаясь теперь к другой важной группе хищников — к ящерицам, я должен напомнить об упомянутых выше наблюдениях Па}льтона относительно разборчивости хамелеона и стенной ящерицы и об опытах Притчет по изучению избирательного поедания у *Sceloporus* и *Gerrhonotus.*

Сообщение об избирательном поедании у домовых гекконов, тем более убедительное, что оно относится к животным, находящимся на свободе, мы находим в следующей заметке Ламборна [327]: «Я с большим интересом наблюдал вчера вечером охоту нескольких гекконов за ночными бабочками. Охота происходила на потолке моей столовой, причем избирательность проявлялась чрезвычайно ясно. Бабочка № 28 — *Hypsa (Asota) alciphron* — сидела очень долго на одном месте; три разных геккона подходили, осматривали ее и проходили дальше, не притронувшись к ней. Ни один не заставил бабочку сдвинуться с места. Гекконы проворно бросались на других сидящих бабочек и иногда им удавалось поймать одну из них, но большинство было чересчур осторожно для гекконов».

В Танганьике Карпентер также отметил, что геккон, посещавший стены дома и охотившийся там на ночных насекомых, не обращал никакого внимания на очень заметную жужелицу темного цвета с оранжевыми пятнами, которая вместе со многими

другими жуками прилетала на свет. Дальнейшие факты сходного порядка были приведены Севастопуло относительно полупалого геккона *(Hemidactylus),* наблюдавшегося в Калькутте [565].

Нужно упомянуть здесь и о проводившихся на Кубе опытах Дарлингтона [134] по мимикрии, о которых я буду говорить в гл. 26. Эти опыты ясно показывают, что ящерица-аноли *(Anolis sagrei)* выбирает съедобных жуков из смеси апосематических, миметических и немиметических видов и отказывается от несъедобных. Эти наблюдения также поддерживают вывод об избирательности питания ящериц и о том, что они ассоциируют внешность со вкусом.

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ПОЕДАНИЕ У ЗМЕЙ

Хорошо известно, что разные виды змей, подобно птицам и другим группам животных, проявляют предпочтение к различным видам пищи и что некоторые змеи крайне специализованы по образу питания. Так, например, питание лягушками встречается во многих неродственных родах и широко распространено среди змей, особенно в тропических и субтропических областях Старого и Нового Света.

Так, в Африке многие древесные змеи, например *Chlorophis neglectus,* полудревесные водяные змеи, например *Albahophis rufulus,* и ужи, например *Natrix olivacea,* — известны в качестве специализованных лягушкоедов [20, 111, 444]. В Индии ложные ужи *{Dipsadomorphus)* также питаются лягушками, явно предпочитая мелких лягушек всякой другой пище [144]. В Австралии древесные ужи *(Dendrophis),* строго древесные виды, питаются исключительно ящерицами и «такими лягушками, которых можно найти среди ветвей, а именно мелкими видами квакш» [144]. В неотропической области обитающие на деревьях представители тонких змей *(Leptophis)* и лесных ужей *(Herpetodryas)* также специализовались главным образом на питании лягушками.

Другие роды также имеют склонность специализоваться, но на иных типах пищи, например на питании другими змеями, ящерицами, птицами, птичьими яйцами или насекомыми. Однако пока еще мало известно об индивидуальных вкусах и о способности к выбору у змей. Мы должны обсудить, имеют ли эти виды (например, питающиеся лягушками) особые вкусы и способны ли они различать более и менее съедобную пищу.

К сожалению, этому вопросу уделялось мало внимания, почему приводимые ниже наблюдения и имеют особый интерес. В своих заметках о бесхвостых амфибиях Парагвайского Чако Беджет описывает питание ужа, который отличал съедобных лягушек от несъедобных. Касаясь подвижной оливково-зеленой лягушки *Paludicola signifera,* он пишет: «Я поместил этот вид в террарий, где было много ярко окрашенных лягушек, в том числе *Phryniscus nigricans (Atelopus stelzneri)* и филломедуза *Phyllomedusa hypochondrialis.* В этом террарии находился и небольшой уж. До сих пор он не проявлял никакого интереса ко всем ярко окрашенным лягушкам, находившимся в клетке. Но стоило маленькой *Paludicola* сделать первый прыжок, как она была прямо в воздухе схвачена змеей». Остается только прибавить, что окраска *Atelopus* и *Phyllomedusa* является типично апосематической: первый — блестящий жабообразный вид, сверху черный с неправильными желтыми пятнами, снизу черный с алыми пятнами (в алый цвет окрашены подошвы передних и задних ног); вторая, живущая в траве, очень заметная лягушка имеет спину блестящего зеленого, серого или синего цветов, белый живот и алые бока с поперечными черными полосами.

Я упоминал выше (гл. 16) о наблюдении Гадова, подтверждающем мнение, что змеи и другие рептилии выбирают нужную им добычу из имеющейся в наличии. Различные змеи, водяные черепахи и крокодилы, которых он содержал в большом виварии, никогда не трогали краснобрюхую жерлянку *{Bomhinator igneus),* хотя ни одна др} гая лягушка или тритон не избежали бы поедания.

Другое хорошее доказательство дано Дитмарсом, который провел в Нью-Йоркском зоопарке интересный опыт для испытания способности выбора у королевской кобры *(Naia bungarus).* «Для проверки утверждения, что королевская кобра редко берет змей из сем. гадюк *(Viperidae),* быть может, инстинктивно опасаясь глубоких ран, которые могут быть нанесены зубами этих рептилий, был проделан следующий опыт. В период, когда крупная кобра нетерпеливо ожидала свою еженедельную порцию в виде живой змеи, для нее были отобраны большой и толстый безвредный водяной уж *(Tropidonotus taxispilotus)* и ядовитая водяная мокассиновая змея *(Agkistrodon piscivorus)* примерно одинаковых размеров. Дверь террария, где находилась кобра, была отодвинута и внутрь была впущена ядовитая мокассиновая змея. Кобра, как обычно, бросилась на добычу, но внезапно остановилась. Это был первый случай за время кормления королевской кобры в нашем виварии, когда она отказалась сразу схватить свою жертву и начать ее пожирать. Мокассиновая змея была оставлена в террарии примерно на 5 минут, и в продолжение этого времени кобра медленно двигалась и внимательно рассматривала ее. Для того чтобы проверить, голодна ли кобра, в клетку поместили обыкновенного подвязочного ужа. Он был немедленно схвачен и проглочен.

Снова была впун'^на мокассиповая змея. Тот же бросок и то же тщательное разглядывание пришельца. Но на этот раз мокассиновая змея, раздраженная бесцеремонным приемом, приняла оборонительную позу. При этом проявлении враждебности кобра поспешно отползла, возбужденно раздувая свой капюшон.

Мокассиновая змея была, наконец,убрана, и в клетку был осторожно помещен крупный безвредный водяной уж. Наблюдателю-человеку он очень напоминал мокассиновую змею, а его демонстрация злобности была гораздо более внушительной, чем у мокассиновой змеи. Но кобра бросилась на ужа без малейшего промедления и скоро проглотила его. Опыт повторялся несколько раз и всегда с одинаковым результатом. Кобра, повидимому, немедленно узнавала опасные свойства ядовитой змеи» [146].

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ П0ЕД4НИЕ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Уже в 1887 г. Паультон писал об избирательности питания, проявляемой древесными лягушками. Когда обыкновенным квакшам *(Hyla arhorea)* предлагали мух и бабочек, они явно предпочитали первых. «Лягушка ведет себя в присутствии домашней мухи совсем иначе, чем в присутствии бабочки; последнюю она часто совсем не замечает» [494]. Другие экспериментальные данные относительно разборчивости жаб и лягушек уже рассматривались в предыдущих разделах.

Мы должны теперь перейти к другой очень важной категории фактов, а именно к данным анализа содержимого желудка и кишечника. Этот метод, если он проводится в достаточно большом масштабе, дает нам надежные сведения о характере добычи, фактически поедаемой видом в природных условиях.

Данные сравнительного изучения содержимого желудков. Быть может, наиболее удовлетворительным способом изучения проблемы разборчивости является сравнительный анализ содержимого желудков плотоядных форм, живущих в одном и том же местообитании, где одинаковая пища доступна различным видам. Если хищные животные едят без разбора и если дост\пность является столь всемогущим фактором, как предполагает МакАти, то при этих обстоятельствах следует ожидать большого сходства в составе пойманной добычи. На самом же деле наблюдаются резкие различия.

Например, в случае бесхвостых амфибий у представителей различных родов, пойманных в одинаковых условиях и в одинаковом местообитании, пища оказывается весьма различной. Вот какие резкие различия были получены, например, при вскрытии 17 обыкновенных лягушек *(Rana temporaria)* и 45 серых жаб *(Bufo hufo),* собранных в одно время и на однол! и том же вересковом участке в Лендс-Энде летом 1932 г. (табл. 10).

Полученные результаты графически изображены на рис. 58. Различия, наблюдающиеся у этих видов по отношению к муравьям, особенно показательны. Жаба активно поедает муравьев,

Таблица 10

Различия в составе пищи у бесхвостых амфибий

Вид	Всего, особей	Жертвы (в % к общему количеству съеденных)			
		моллюски	чешуекрылые	двукрылые	муравьи
Обыкновенная лягушка .	17	25,4	13,2	9,2	0,4
Серая жаба . .	45	0,6	2,4	0,9	41,6

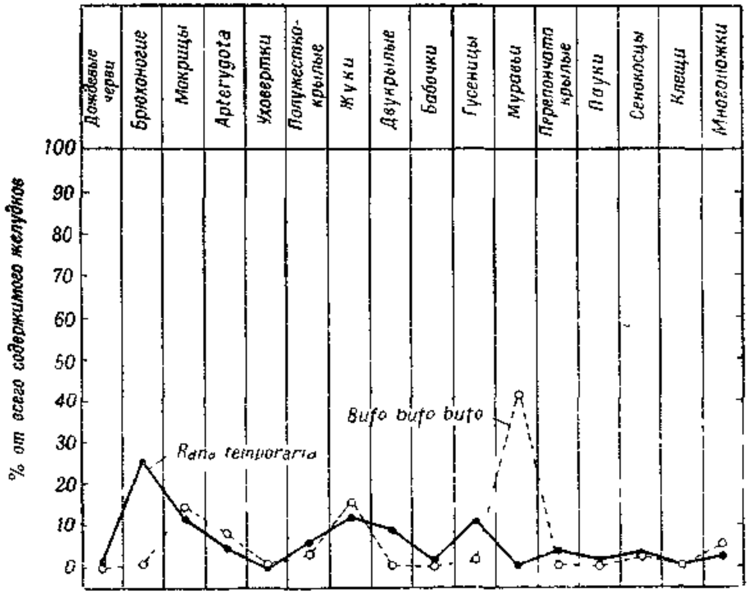


Рис. 58. Кривые, показывающие пищевые предпочтения *Rana temporaria* и *Bufo bufo bufo* (по результатам анализа содержимого желудков).

лягушка же их почти не трогает, разве только случайно. Таковы, во всяком случае, те выводы, к которым я пришел на основании исследования содержимого пищеварительного тракта 634 лягушек и жаб, собранных в течение ряда лет и ловившихся почти в любое время суток в разных пунктах и различных местообитаниях. Полученные данные приведены в табл. 11.

Таблица 11

Поедание муравьев бесхвостыми амфибиями

Вид	Общее количество изученных желудков	Количество желудков, содержащих муравьев		Жертвы		
				общее количество съеденных животных	количество съеденных муравьев	
		абсолютное	в % к общему количеству		абсолютное	в % к общему количеству
Серая жаба . .	352	145	41,2	8694	4233	48,7
Обыкновенная лягушка . .	282	8	2,8	1120	9	0,8

Многие лягушки были выловлены в местах, изобилующих муравьями; большое число лягушек было поймано, когда они охотились в близком соседстве с жабами, желудки которых оказались набитыми муравьями. Но только у одной лягушки в желудке было найдено 2 муравья и по 1 муравью было найдено у 7 других лягушек (из 282 исследованных). Насколько это контрастирует в жабами, охотно поедающими муравьев, видно по количеству муравьев, извлеченных из девяти желудков жаб, содержавших соответственно 112, 112, 117, 138, 172, 210, 251, 341 и 363 муравья.

По другому объекту питания, моллюскам, различия почти столь же примечательны. Слизни и улитки составляют важный элемент пищи лягушки, тогда как жаба поедает их лишь случайно (табл. 12).

Таблица 12

Поедание моллюсков бесхвостыми амфибиями

Вид	Общее количество изученных желудков	Количество желудков, содержащих моллюсков		Жертвы		
				общее количество съеденных животных	количество моллюсков	
		абсолютное	в % к общему количеству		абсолютное	в % к общему количеству
Серая жаба . .	352	26	7,4	8694	32	0,4
Обыкновенная лягушка . .	282	84	23,8	1120	226	20,2

Самая высокая цифра для отдельной жабы — это 2 моллюска на желудок, тогда как желудки лягушек обычно содержали от

4 до 7 особей, а в одном случае из одного желудка было извлечено 18 улиток *Trichia subvirescens.*

Цифры, подобные указанным выше, очень ясно показывают, каким образом сравнительное изучение питания хищников указывает на наличие избирательного предпочтения определенных видов пищи.

Переходя к краткому рассмотрению питания древесных лягушек в Португальской Восточной Африке, мы снова обнаруживаем явное несходство в пище двух видов — *Hyperolius bayoni* и *Megalixalus jornasinii,* живущих бок о бок в одинаковой среде и пойманных при, в общем, сходных условиях. Оба вида имеют примерно одинаковые размеры; оба часто вылавливались вместе в сходных условиях и на растительности сходного типа; оба собирались и исследовались в больших количествах в одной и той же местности. Но основная пища распределялась весьма неравномерно по 110 желудкам одного вида и 360 желудкам другого. Данные об этом представлены в табл. 13.

Таблица 13

Различия в составе пищи у бесхвостых амфибий

Вид	Количество особей	Жертвы (в % к общему количеству съеденных)				
		перепончатокрылые	полужесткокрылые	жуки	двукрылые	чешуекрылые
Hyperolius bayoni	110	96,2	1,6	1,3	0,4	0,2
Megalixalus fornasinii . .	360	11,6	44,3	7,1	26,3	4,8

Таблица 14

Поедание муравьев восточноафриканскими лягушками

Вид	Хищники			Жертвы		
	общее количество изученных желудков	количество желудков, содержащих муравьев		общее количество съеденных животных	количество муравьев	
		абсолютное	в % к общему количеству		абсолютное	в % к общему количеству
Hyperolius bayoni	110	104	94,5	3688	3547	96,2
Megalixalus fornasinii . .	360	67	18,6	1119	121	10,9

В свете этих наблюдений *Hyperolius bayoni* представляется специализированным пожирателем муравьев; и в самом деле. 110 особей, которые я изучил, почти ничего другого не ели. *Megali xalus fornasinii* относится к муравьям совсем иначе (см. табл. 14).

Зато, если обратиться к двукрылым, мы обнаруживаем, что *M. fornasinii* в основном ловит мух. Эти насекомые обнаруживаются у него в преобладающем числе желудков в большом количестве, тогда как *H, bayoni* почти совершенно игнорирует двукрылых (табл. 15).

Таблица 15

Поедание двукрылых восточноафриканскими лягушками

Вид	Хищники			Жертвы		
	общее количество изученных желудков	количество желудков, содержащих двукрылых		общее количество съеденных животных	количество двукрылых	
		абсолютное	в % к общему количеству		абсолютное	в % к общему количеству
Hyperolius bayoni	110	14	12,7	3688	16	0,4
Megalixalus fornasinii .	360	113	36,9	1119	294	26,3

Различия в составе пищи этих видов показаны на рис. 59.

Такие различия в выборе пищи нельзя объяснить влиянием внешних условий, т. е. разницей в наличии съедобных насекомых. Как мы видели, наблюдается значительное перекрывание местообитаний обоих видов лягушек, если не полное их совпадение; таким образом, значительных различий в условиях их жизни быть не может и уж, во всяком случае, эти различия не могут обусловить резкую дивергенцию в составе пищи, поедаемой двумя видами.

Дальнейшие данные можно найти в моем сообщении об экологии древесных лягушек в долине нижнего Замбези [111]. В заключение этого раздела я приведу некоторые доказательства значения этих данных для проблемы предостерегающей окраски.

Избегание апосематнческих жертв древесными лягушками. В гл. 17 я уже говорил о поразительном отсутствии среди поедаемых животных форм:, обладающих типичной апосематической окраской. Так, обсуждая значение окраски и рисунка в связи со съедобностью, я привел в габл. 7 распределение апосематических форм среди жертв, принадлежащих к разным отрядам. В табл. 16 приведены данные о поедании апосемагически окрашенных животных разными видами дре-весных лягушек, пищу которых я изучал.

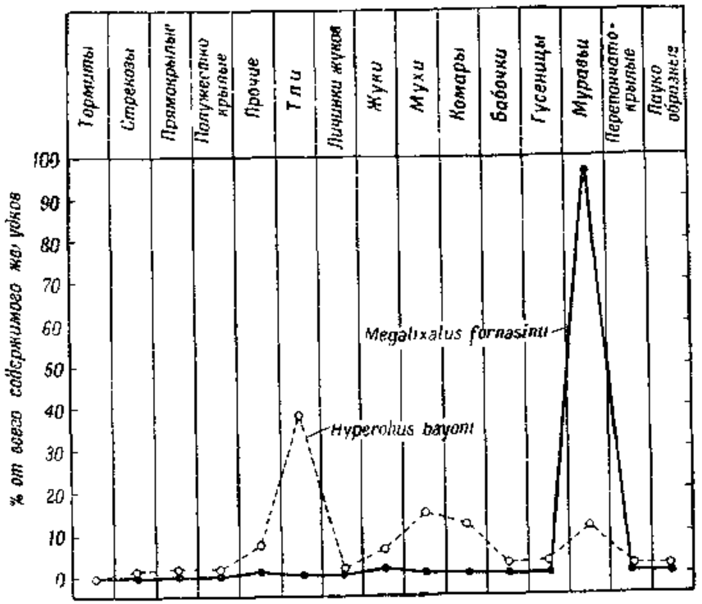


Рис. 59 Кривые, показывающие пищевые предпочтения *Hyperolius bayoni* и *Megalixalus fornasinii* (по результатам анализа содержимого желудков).

Таблица 16

Поедание апосематических животных древесными лягушками

Вид	Количество изученных желудков	Общее количество съеденных животных	Количество апосематических животных	
			абсолютное	в % к общему количеству
Hyperolius marmoratus . .	40	2648	0	0,00
Hyperolius bayoni	110	3641	1	0,03
Hyperolius argus	254	3249	4	0,12
Megalixalus fornasinii . .	360	829	9	1,09
Megalixalus brachycnemis . .	11	31	0	0,00
Leptopelis johnstoni	8	6	0	0,00
Phrynobatrachus acridoides .	15	564	0	0,00
Hyla arborea var *meridionalis*	195	617	6	0,97
Всего	993	11585	20	0,17

Таким образом, мы должны считаться с фактом, что из 11 585 съеденных животных, извлеченных из желудков 993 древесных лягушек, только 20 экземпляров, или 0,17% общего количества, принадлежали по окраске к типично апосематическим.

Можно, конечно, возразить, что лягушки отбрасывают несъедобных насекомых после поимки и обнаружения их неприятных свойств. Тогда редкость остатков апосематических жертв в желудках будет лишь очень слабым доказательством того, что лягушки, ассоциируя внешность со съедобностью, сразу разбираются в том, что годно в пищу и что негодно. Здесь надо решить, имеет ли место отказ или отбрасывание; избегается ли апосематическая жертва с самого начала или же ее отбрасывают после пробы? Объясняется ли отсутствие апосематических животных в желудках тем, что их отбрасывают, почувствовав неприятный вкус во рту, или же их не трогают благодаря неприятным ассоциациям, запечатлевшимся в памяти.

Несомненно, что в некоторых случаях лягушки действительно выплевывают неподходящую добычу, которая была нечаянно схвачена. Так, Паультон пишет об обыкновенной квакше: «Три квакши последовательно хватали самку осы и затем отпускали ее, причем она осталась невредимой». Но, по моим наблюдениям, только относительно несъедобная или неудобная добыча, которую нельзя проглотить легко и сразу, может быть выплюнута (самка осы—это очень солидный кусок для обыкновенной квакши *Hyla arborea).* В большинстве случаев, и особенно в случае относительно мелких насекомых, которые ловятся языком и мгновенно проглатываются, «процесс заглатывания закапчивается до того, как ошибка обнаружена, и лягушке, хочет она этого пли нет, приходится мириться с последствиями».

Этот взгляд, высказанный мною ранее [111], основывался на опытах, показывающих, что лягушки *(Rana temporaria)* и жабы *(Bnfo bufo),* ловя при пробах ос, проглатывали эту неприятную пищу и не могли от нее избавиться вопреки рвотным движениям, втягиванию глаз, беспокойству и другим признакам плохого самочувствия. Это положение было основательно подкреплено последующими опытами над жабами, описанными выше. В ходе этих опытов была съедена 161 пчела, и ни одна из них не была выброшена после того, как попала в рот.

Лягушки редко **едят пчел** и **ос.** В свете сказанного выше представляют интерес данные относительно поедания перепончатокрылых. В другой работе [111J я отмечал важное место, занима-емое муравьями в питании различных бесхвостых амфибий вообще и некоторых древесных лягушек в частности. Здесь я хочу обратить внимание на бросающееся в глаза отсутствие в пище этих древесных лягушек всех других перепончатокрылых,

в особенности пчел и ос. Это отсутствие кажется еще более показательным, если учесть большое обилие этих насекомых в природе. Оно дает дополнительное доказательство (если таковое вообще необходимо), что эти животные хватают свою добычу не случайно, а с разбором. Цифры по этому вопросу приведены в табл. 17, где суммированы данные о 7 видах с Замбези и 1 виде с Канарских островов.

Таблица 17

Поедание перепончатокрылых (кроме муравьев) древесными лягушками

Вид	Общее количество изученных желудков	Количество желудков, содержащих перепончатокрылых (кроме муравьев)		Общее количество жертв	Количество перепончатокрылых (кроме муравьев)	
		абсолютное	в % к общему количеству		абсолютное	в % к общему количеству
Hyperolius marmoratus	38	3	7,9	2675	3	0,11
Hyperolius bayoni	107	1	0,9	3688	1	0,03
Hyperolius argus	?	?	?	3300	2	0,12
Megalixalus fornasinii	245	8	3,3	1119	9	0,80
Megalixalus brachycnemis	9	0	0,0	31	0	0,00
Leptopelis johnstoni	6	0	0,0	13	0	0,00
Phrynobatrachus acridoides	15	2	13,0	602	3	0,50
Hyla arborea var. *meridionalis*	184	7	3,8	1210	9	0,74

Среди перечисленных в табл. 17 жертв жалящие перепончатокрылые были представлены всего лишь 8 особями, а именно 6 одиночными пчелами *(Nomia* sp. и *Halictus* sp.), 1 дорожной осой (сем. *Pompilidae)* и 1 осой сем. *Sphegidae (Notogomidia* sp.)

Дополнительные сведения по этому вопросу дает полный анализ содержимого 170 желудков *Rana limnochans ii* 50 желудков *R. nigromaculata,* проделанный Лиу и Ченом [335]. Перепончатокрылые были здесь представлены соответственно 181 и 18 особями. Показательно, что пчелы и осы *(Spheeoidea, Vespoidea* и *Apoidea)* полностью отсутствовали.

Работа Нобля по амфибиям, собранным экспедицией Американского музея в Конго [444], содержит результаты опре-

деления 6387 съеденных жертв, извлеченных из желудков 595 лягушек и жаб, принадлежащих к 48 разным видам. Среди них пчелы и осы представлены всего 11 особями. Более того, у 14 видов лягушек и жаб, собранных в Никарагуа, содержимое желудков которых было изучено тем же автором, эти насекомые вообще отсутствовали [442]. Сходным образом при своих исследованиях пищи каролинской квакши *(Hyla rinerea)* Хабер [221] нашел в 100 обследованных желудках лишь одну осу сем. *Scoliidae.* Все эти данные сильно подкрепляют вывод, что в природных условиях пчелы и осы, как правило, отвергаются бесхвостыми амфибиями.

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ПОЕДАНИЕ У РЫБ

В итоге очень ценных и интересных наблюдений в природе, Моттрам установил, что форель *(Salmo fario)* узнает и запоминает различия в съедобности различных видов насекомых. Так, например, он в результате наблюдений, произведенных в течение многих дней в разных водоемах, показал, что если рыбы имеют возможность выбора, то субимаго поденки *Baëtis vernus* поедается чаще, чем двукрылое *Bibio fohannis.* Сходные наблюдения показывают, что поденки *Baëtis pumilus* пользуются предпочтением по сравнению с поденками *Baëtis hinoculatus* и что мелкие поденки более съедобны, чем мошки *(Similium).* Поскольку относительное обилие различных насекомых и легкость, с которой их можно увидеть и поймать, несомненно, играют роль при отборе, особое значение приобретает следующий факт, который является убедительным аргументом в пользу избирательного поедания. Как указывает Моттрам, форель почти никогда не поедает представителей двух видов поденок: желтой поденки *(Heptagenia sulpkurica)* и *Leptophlebia marginata.* Он говорит, что первый из этих видов «никогда не поедался форелью, хотя большие количества этих насекомых плавали там, где кормилась рыба. Наблюдались большие рои этих насекомых, но рыбы их не трогали» [427].

В своей статье о предостерегающей окраске у голожаберных моллюсков Кроссленд [121] описывает бросающуюся в глаза внешность некоторых *Chromodoridae* и их несъедобность для естественных врагов. Рыбы, которые были приучены поедать пищу, выбрасываемую из окна пловучего домика этого автора, ипоглощали почти все, что им давали, в том числе даже одетых в раковину особей пресноводной жемчужницы *Margaritifera vulgaris,* хранившихся три недели в формалине, не желали притрагиваться к *Chromodoris reticulata* или *C. diardii.* Действенность их предостерегающей окраски в качестве сигнала несъедобности ярко иллюстрируется следующим наблюдением над поведением рыбы *Pimelepturus cinerescens.* «Если особь *C. reticnlata,* окрашенная снизу в белый цвет, за исключением немногих багровых пятен под краем мантии,

попадала на песок не той стороной, рыба сразу бросалась на нее. Но если моллюск попадал на песок брюшной стороной, демонстрируя свою роскошную мантию, *Pimelepturus,* проплывая на расстоянии нескольких сантиметров, обращал на него не больше внимания, чем на обыкновенный камень».

Ценные данные такого же характера были получены Рейгардом [538]. Рыбы *Lutianus griseus,* живущие в естественных условиях большими стаями, питались своей обычной пищей — рыбой *Atherina laticeps.* Хищников приучили избегать особей, окрашенных в красный цвет и в то же время ставших несъедобными из-за вложенных к ним в рот щупалец актинии. 150 хищникам для установления ассоциации между красной окраской и несъедобностью потребовалось 178 опытов поедания рыб со щупальцами. Таким образом, каждому хищнику потребовалось в среднем несколько больше одного опыта поедания, а затем *Lutianus* стали отказываться от красных *Atherina,* независимо от того, были ли эти красные рыбки «начинены» щупальцами, или нет. Двадцать дней спустя после окончания опыта красные рыбки оставались совершенно нетронутыми и, повидимому, не возбуждали у хищников никакого интереса, тогда как не окрашенные рыбы сразу пожирались.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЕМОНСТРАЦИЙ КАК СРЕДСТВА ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ НАПАДЕНИЯ

Прежде чем закончить эту главу, следует рассмотреть, каково действие предостерегающих демонстраций на хищных животных» До сих пор мы рассматривали главным образом предостерегающую окраску. Но выше было показано, что инстинктивные отпугивающие действия, с помощью которых жертва пытается предотвратить нападение, передавая на расстояние зрительные, слуховые или обонятельные сигналы, тоже входят в состав комплекса предостерегающих свойств. Такие демонстрации используются и теми животными, которые совершенно не имеют средств защиты, иными словами, они предназначены не для предостережения, а для обмана врага.

Теперь возникает важный вопрос: действительно ли эти отпугивающие реакции имеют реальное значение в межвидовой борьбе за существование? На самом ли деле внезапные изменения внешности, демонстрации ярких окрасок, предостерегающие звуки, запахи, движения защищают животное от нападения так, как это предполагается теорией предостерегающей окраски? В настоящее время необходимы дальнейшие опыты и наблюдения по вопросам эффективности демонстраций, которые открывают широкое поле для будущих исследований, представляющих большой интерес как с экологической, так и зоопсихологической точки зрения.

Однако уже имеющиеся данные во многих случаях ясно указывают на оборонительное значение этих демонстраций, даже если особь на сахмом деле совершенно беззащитна и обязана у спехом чистейшему блефу. Я приведу ниже несколько примеров, интересных тем, что они показывают эффективность демонстраций не только в тех случаях когда предостережение является подлинным сигналом об опасности, но и тогда, когда их проделывает съедобное и беззащитное животное, пользующееся ложным предостережением.

Демонстрация у хамелеонов. Хамелеоны довольно беспомош ные животные. Они не защищены ни броней, ни ядом. Они не могу г спастись, закапываясь в землю или убехая. Они настолько специализованы, что могут жить лишь в узко ограниченных лесных местообитаниях. Они съедобны и имеют множество врагов среди птиц и репти щи. Несомненно, что основной их защитой является покровительственная окраска. Всякий, ком} удается наблюдать за такими видами, как восточноафриканский лопаотеносныи хамелеон *(Chamaehon dilepis),* в естественной среде, не можег не обратить внимания на то, х-нак чудесно криптическая одежда укрывает его среди листвы Этот результат частично об} словлен способностью изменять окраску соответственно оьр}женшо. Однако эта способность используется не только длямаскиров ки, но и для другой цели — для демонстрации. Будучи встревожены или рассержены, хамелеоны с поразительной быстротой меняют внешность зеленое одеяние становится черным, животное разд}вается вдвое против своей естественной величины, выставляет ярк}ю окраску выстилки рта и шипит как змея. Таким образом маскировка сменяется демонстрацией и угрозой. Что этот обман может быть чрезвычайно успешным, видно из следующего случая, описанного Кросслендом. «Когда я жил в Занзибаре, фокстерьер моего хозяина проявлял враждебность к хамелеону, которого кю-то принес в дом. При нападении хамелеон неизменно пытался убежать, но те, кто знаком с хамелеоном, могут себе представить его комичную беспомощность, когда он бежит. Невозможность бегства ловидимому, доходила через несколько секунд до сознания животного, оно поворачивалось, открывало свою большую розовую пасть перед наступающим врагом и в то же время быстро меняло цвет, становясь почти черным. Эта хитрость неизменно удавалась, и собака сразу отступала» [121].

Увеличение размеров как метод устрашения. В подтверждение взгляда, что окрашенный воротник австралийской плащеносной ящерицы *(Chlamydosaurus)* действует в качестве средства отпугивания, Севиль-Кент приводит случаи, когда собаки отказывались от боя с демонстрирующей свою мнимую мощь *Chlamydosaurus,* хотя эти же собаки сраз} набросились бы и растерзали таких крупных и более опасных ящериц, как варан [555].

Этот инстинкт раздувания воротника подводит нас к очень интересной проблеме. Способность действительного или кажущегося уве шчения размеров, столь удивительно развитая у австралийской плащеноснои ящерицы, является средством демонстрации, широко распространенным в животном царстве. Как мы видели, увеличение может происходить в горизонтальном, вертикальном или поперечном по отношению к телунаправлениях: оно может быть вызвано наполнением полостей тела воздухом или водой. В большинстве случаев, будь то при предостережении или обмане врага, при устрашении соперниьа или при у хаживашш, изменения раз меров тела связаны с соответствующей позой животного, обеспечивающей максимальный эффект этих изменений

Каково же значение внезапного увеличения, с точки зрения наблюдателя? Несомненно, что оно удивляет, а может быть и пу гает различных животных. Но как и почему увеличение размеров возбуждает страх? На какие группы животных оно действует силь нее всего? Эти вопросы ставят ряд проблем, которые могут быть разрешены экспериментально, открывают значительные возмож ности каждом}, кто захочет уделить им время, и, насколько я МОI установить, еще совершенно не исследовались.

Нужно иметь в виду, что основным элементом в этой демон страции у австралийской плащеносной ящерицы (рис. 52) является поднятие широкого воротника, который почти окружает голову. Принцип его строения напоминает устройство зонтика, и, подобно зонтику, воротник может быть развернут и свернут по воле владельца. Правда, зонтики обычно не употребляются для отпугивания. Но интересно, что при таком употреблении они в некоторых случаях оказываются весьма эффективными. Как я недавно показал на многих опытах, кошки и собаки, лошади и рогатый скот, куры и попугаи сильно пугаются, если внезапно раскрыть направленный на них закрытый зонтик. Судя по реакции домашних кошек, вполне возможно, что более крупные виды, например лев, будут испытывать при встрече в природе больший страх перед зонтиком, чем перед" винтовкой. Быть может, некоторые охотники в тропиках пожелают испробовать значение этого способа отпугивания в качестве средства предотвратить нападение какого-нибудь крупного хищника I

Отпугивающие демонстрации насекомых. В качестве примера настоящего предостережения со стороны апосематического животного интересно наблюдение Карпентера над африканской кобылкой *Phymateus vindipes.* Это крупное саранчевое с твердыми покровами зеленого цвета, его покрытая шипами переднеспинка

имеет красные углы. Оно неповоротливо и живет совершенно открыто. Подвергшись нападению хищника, это насекомое вертикально поднимает свои крылья, демонстируя их пурпурно-красную с черным окраску. Дважды, когда этих саранчевых рассматривала мартышка *Cercopithecus,* такие демонстрации предотвратили нападение и прервали дальнейшее разглядывание; мартышка не пожелала есть это насекомое. Такая же демонстрация j спешно отпугивала курицу: «Курица подбежала к саранчевому, которое оставалось неподвижным, пока птица не подошла близко, а затем вертикально подняло надкрылья и крылья, развернув последние так, чтобы показать их яркие цвета. Курица остановилась, поглядела на кобылку, повернулась и ушла» [79].

Сходные данные приводит Мандерс [390], описавший, как майну *(Acridotheres tristis)* успешно отпугнула демонстрация саранчевого *Acridium violascens.* Ридлей [266] наблюдал, как геккона испугало свечение светляка *(Lampyris).* Вейсман [496] обнаружил, что воробьи, зяблики и куры отказывались от нападения на гусеницу бражника *Chaerocampa elpenor,* принимавшую змееобразный облик. Питмен [473] описывает, как лемуры *Perodicticus potto* были напуганы гусеницами *C. nerii.* «Самец потто, который всегда был смирнее своей подруги, взглянул на гусеницу и затем скрылся с быстротой, поразительной для столь малоподвижного вида. Самка, скорчившаяся в своем углу, дала гусенице проползти почти под самым своим носом, прежде чем обратила на нее внимание, а затем медленно удалилась». Интересно отметить, что, по словам Ниве, демонстрация родственной гусеницы *C. osiris* устрашает даже людей. У этих и многих других гусениц бражников важнейшим элементом демонстрации является внезапное обнаружение поразительных брюшных «глаз», которые появляются по обеим: сторонам увеличенной «головы» при втягивании настоящей головы и грудных сегментов гусеницы. Эти «глаза» с черным блестящим «зрачком» и окружающей его светлой «радужиной» поразительно напоминают глаза какого-либо позвоночного, например змеи.

ЧАСТЬ III

Подражание

Глава 20

СПЕЦИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО С ОПРЕДЕЛЕННЫМИ ПРЕДМЕТАМИ

Существует несколько довольно определенных категорий обманчивого сходства, зависящих от типа создаваемой внешности и от роли, играемой ею в отношении животных к добыче и к врагам. Многие животные достигают безопасности благодаря пассивному сходству с каким-нибудь безвредным с виду предметом, не представляющим интереса для врага или для добычи. Мы будем следовать Паультону, проводя различия между этими типами сходства, которое известно в качестве специализованного, и случаями бэтсовской мимикрии и приманивающей окраски, когда съедобный вид появляется в одежде других животных, действительно несъедобных или опасных, или же когда потенциальные хищники подражают невинным и даже привлекательным предметам.

СХОДСТВО С ЛИСТОМ У ПОЗВОНОЧНЫХ

В долине нижней Амазонки обитает маленькая рыбка из сем, *Nandidae, Monocirrhus polyacanthus,* удивительно напоминающая мертвый лист (рис. 60). В ответ на мою просьбу описать ее внешность и поведение в природе, Мосс прислал мне из Парà заметки и зарисовки, основанные на собственных наблюдениях.

«Рыба-лист» — *uPeche de Folha»* (таково ее обычное название в Бразилии), повидимому, широко распространена и часто встречается. Она населяет небольшие речки, протоки и разливы, всегда живет в чистой, свежей, затененной воде и обычна в затопленных лесах, где растительность обильна, а движение воды ничтожно, По Коатсу [99], поведение рыбы показывает, что она хорошо чувствует себя только в воде, которая всегда спокойна и неподвижна. В таких местах, вися головой вниз, она либо лежит у самой поверхности воды под углом к ней и «дрейфует под влиянием любого движения воды», либо, как говорит Мосс, неподвижно лежит на боку на дне и теряется среди водяных растений и водорослей. Она может также казаться прикрепленной под углом к водррослям,

стеблям и стволам. Будучи выловлена сачком, рыба лежит, плоская и неподвижная, как мертвый лист. «Сходство между рыбой и листом настолько велико, что при ловле сачком... приходится вылавливать из водоема множество пропитанных водой мертвых листьев и очень тщательно их рассматривать».

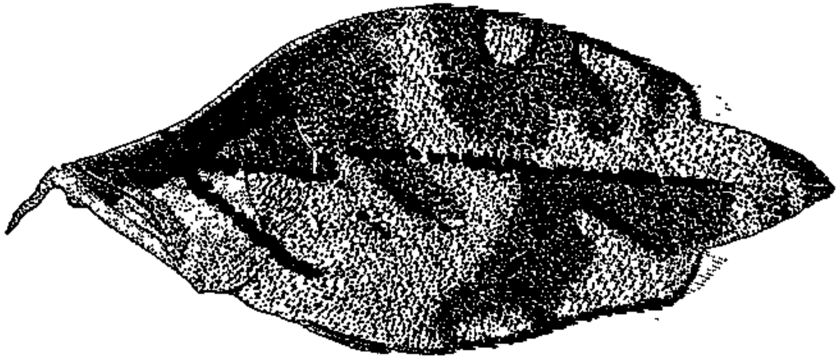


Рис. 60. *Monocirrhus polyacanthus.*

Интересно выяснить, как же создается это сходство с листом. По форме рыба сильно уплощена, имеет чрезвычайно тонкое тело, голова ее суживается кпереди, а хвост — кзади, и в силу этого рыба походит на лист, откуда бы на нее ни смотреть. Иллюзия усиливается благодаря «бороде» — узкому мясистому лоскуту под подбородком, поразительно напоминающему черешок листа. Более того, рыба часто лежит неподвижно, прижав спинной и анальный плавники к телу и сложив хвост наподобие веера так, что эти части не нарушают листообразного контура.

Ее окраска усиливает обманчивое сходство. По сообщению Мосса, «окраска этого вида подвершена сильной индивидуальной изменчивости, однако все же можно наметить три типа окраски: 1) светлосерая с темносерыми отметинами, распределенными более или менее неправильно, причем постоянны лишь немногие темные линии или пятна; 2) золотисто-коричневая лишь с немногими гемнобурыми пятнами; 3) бурая, причем все темные пятна усилены соогветс-твенно фону. Но, подобно хамелеону, любая рыба может изменить окраску менее чем за час соответственно тону окружающей среды».

В добавление к неправильным пятнам, которые вполне походят на места, пораженные плесенью или увядшие, у многих особей глаза замаскированы несколькими расходящимися темными полосами, которые пересекают радужину и продолжаются на чешую головы и гела, частично скрадывая таким образом круглый черный зрачок. Кроме того, на боках часто наблюдается имитация средней жилки листа в виде темной пигментированной линии.

Еще более замечателен, однако, образ жизни животного. Недавно я имел удовольствие лично наблюдать движения и способ питания рыбы-листа в аквариуме Зоологического общества в Реддаент-парке. Рыба обладает удивительной способностью плавать почти без заметных движений в течение долгого времени. Располагаясь на боку, или под углом, или головой вниз, или спокойно лежа на дне, она не выдает себя ни единым видимым движением, ничем не нарушая впечатления листа, пассивно переносимого водой. Внимательное наблюдение показывает, что рыба в совершенстве управляет своими движениями и положением. Ее способ плавания резко отличается от способа плавания большинства других рыб, так как ее туловище неподвижно: оно либо вытянуто, либо слегка изогнуто; передвижение осуществляется не боковыми ударами туловища и хвоста, а быстрыми колебаниями очень маленьких спинного и анального плавников, которые сами по себе бесцветны, прозрачны и поэтому практически незаметны.

Рыба-лист плотоядна и, повидимому, питается только мелкими живыми рыбками. Коатс сообщает, что эти рыбки, очевидно, оказываются обманутыми неподвижным листообразным предметом; они позволяют рыбе-листу подплыть на расстояние нескольких сантиметров, «и тогда внезапно раскрывается конец медленно двигающегося листа, стремительный бросок — и маленькая рыбка оказывается погребенной в пасти большой. Рот этой рыбы относительно очень велик и, повидимому, может создавать сильное всасывающее течение, потому что добыча кажется совершенно неспособной избежать раскрытых челюстей и полностью исчезает за один глоток.

Одна из особей, за питанием которой я наблюдал, после нескольких дней поста была очень голодна, когда в ее аквариум пустили несколько мелких рыбок. Рыба-лист сразу повернулась и медленно поплыла к намеченной жертве. На этот раз, однако, ее приближение было несколько слишком явным, потому что жертва встревожилась и бросилась в сторону. После этой неудачи была избрана другая добыча, и рыба-лист приближалась теперь с почти невероятной осторожностью, пока она не оказалась достаточно близко, чтобы сделать фатальный бросок вперед. Эффективность этого броска весьма повышается благодаря устройству челюстей (напоминающих таковые солнечника *Zeus),* выдвигающихся вперед при открывании рта и увеличивающих тем самым потенциальную скорость и зону досягаемости рыбы.

Мы видим, таким образом, что внешний вид, общее поведение, инстинкты и исключительно хищный образ жизни проливают много света на природу и функцию этого сходства. Я совершенно согласен с Моссом в том, что эта рыба в ее обычных условиях

является одним из наиболее ярких примеров сходства, имеющего агрессивное значение. Я довольно подробно остановился на рыбе-листе потому, что она хорошо иллюстрирует столь часто подчеркивавшееся в этой книге значение изучения приспособительной окраски в природе, где форма, цвет и рисунок мог}т быть связаны с образом жизни, позами и инстинктами животного, с физическими и биологическими условиями его существования.

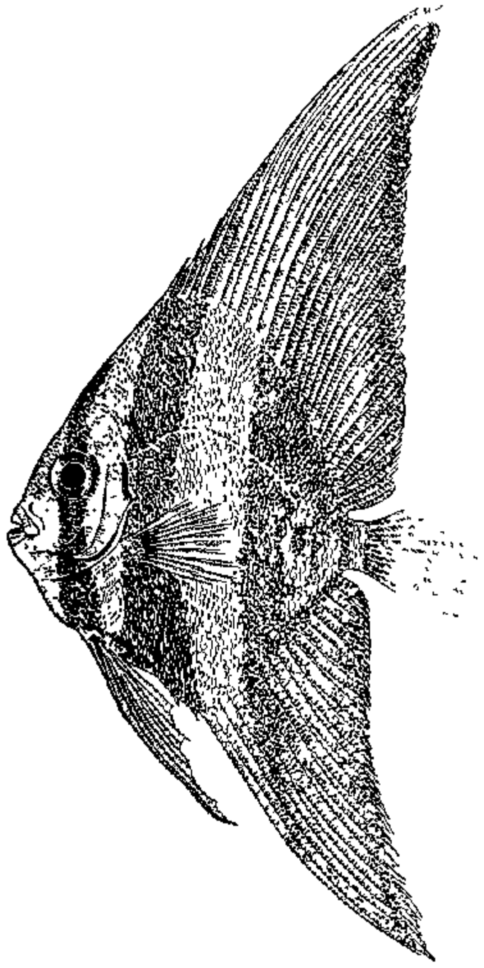


Рис 61 *Platax vespertilio.*

Уилли [668] описал рыбу из сем. щетинозубов, *Platax vevpertilio* (рис. 61) из Коломбо, которая, подобно *Monocirrhus polyacanthus,* имеет форму и окраску листа, а кроме того, обладает инстинктами и навыками, соответствующими ее внешности. Он указывает, что эта рыба, если ее преследуют, имеет удивительное обыкновение падать головой вниз, притворяясь мертвой, и пассивно опускаться на дно, где она выглядит совсем как желтый, вымокший в воде лист хлебного дерева. Местное название этой рыбы — «Косколайя» (лист хлебного дерева) — показывает, что это сходство известно и рыбакам-туземцам.

Мортенсен [417] наблюдал родственный вид *Platax,* вероятно *P. teira,* на острове Санта-Крус, на Филиппинах. Этот исследователь также отмечает поразительную листоподобную внешность и поведение. вВ одном месте на острове,— говорит он,— есть небольшая мангровая заросль, обрамленная песчаной отмелью. Здесь среди плавающих опавших листьев мангровых деревьев плавают маленькие рыбы, которые настолько походят на листья, что нелегко разобрать, где лист, а где рыба. Окраска рыб меняется от желтой до темнокоричневой, в соответствии с различными оттенками листа. Рыба плавает очень медленно, то на боку, то в прямом положении, в точности походя на листья, носимые слабым течением воды».

Особенно интересно сравнить, каким образом была достигнута эта листообразная внешность у данного вида по сравнению с предыдущим. И *Platax vespertilio* и *Monocirrhus polyacanthus* похожи друг на друга тем, что тело их чрезвычайно сильно уплощено, но во всех остальных отношениях изменения формы пошли по расходящимся направлениям. У *Platax vespertilio* тело имеет очень большую высоту благодаря огромному развитию спинного и анального плавников, которые, будучи непрозрачными и пигментированными, как и туловище, чрезвычайно удлиняют контур в вертикальном направлении. В то же время тело очень укорочено, как в результате изменения строения, так и благодаря иллюзии, ибо голова сильно укорочена, а хвостовой плавник лишен пигмента, прозрачен и почти не виден в воде. Следующим признаком, описанным Уилли и недостаточно сохранившимся на спиртовом материале, который мне пришлось изучать, является подчеркивание контура сзади благодаря полосе темного пигмента, идущей вдоль задней границы спинного и анального плавников и проходящей поперек основания прозрачного хвоста. Контур в общем несколько напоминает листовидную бабочку *Kallima,* и, подобно бабочке, рыба несет на поверхности тела полосы и пятна пигмента, сходные с пятнами на гниющих листьях.

Таким образом, в обоих родах сходная внешность была достигнута диаметрально противоположными путями. Эти рыбы представляют поразительнейший пример морфологической дивергенции и приспособительной конвергенции. У *Platax,* в противоположность *Monocirrhus polyacanthus,* сходство с листом достигается вследствие удлинения и заострения спинного и анального плавников, тогда как у *Monocirrhus* это сходство достигается благодаря выдвинутой лицевой части головы и закругленному хвосту. У *Platax* имитируемый контур нарушается хвостовым плавником, а у *Monocirrhus* — спинным и анальным, но ни у того, ни у другого вида они не нарушают сходства, так как незаметны в воде вследствие своей прозрачности и отсутствия пигмента. Впечатление листовых жилок создается у первого вертикальной полосой, идущей по краю плавников, а у второго — продольной полосой, идущей от морды к хвосту. Короче говоря, все сходство Построено у одного в вертикальном плане, а у другого в горизонтальном, и роль соответствующих частей листьев играют совершенно различные части тела рыб. Единственным существенным приспособительным признаком, в котором оба рода рыб сходны,

является утонынение тела путем крайнего его сжатия с боков. Эти примеры конвергенции весьма замечательны, в особенности если учесть, что рыбы принадлежат к разным семействам, живут на разных континентах и в разных условиях, но все же сходны в том отношении, что имитируют лист не только своим внешним видом, но и поведением.

Следующий пример сходства с листом у позвоночных я беру из совершенно неродственной группы животных. Собирая в одно октябрьское утро коллекционный материал во влажном тропическом лесу в районе Соуза, близ Пара́, я был подозван одним из мальчиков-туземцев, которые часто сопровождали меня в подобных случаях в качестве помощников. Он звал меня взглянуть на найденную им жабу. Подойдя, я некоторое время не мог разглядеть на земле ничего, кроме обычного ковра из упавших листьев и отдельных побегов плаунов. Затем внезапно я увидел маленькую жабу, неподвижно сидящую среди листьев, причем само животное чрезвычайно напоминало лист. До этого я никогда не видел столь совершенного примера обмана. Сходство создавалось следующим образом: заостренная морда напоминала кончик листа, спина была уплощена, а вся форма тела животного так изменена, что создавала впечатление крайне тонкого предмета. Впечатление усиливается хорошо выраженной складкой кожи, идущей от глаза вдоль боковой поверхности тела и дальше по внешней стороне бедра. Эта складка бросает глубокую тень на всю нижнюю поверхность тела и резко ограничивает сверху затененную зону. Таким образом, единственной заметной частью тела животного является плоская верхняя поверхность головы, туловища и задних конечностей, причем ступни последних обычно частично спрятаны под голенью, бедра же отведены назад так, что боковые складки кожи растянуты и перекрывают пространство между боком туловища и коленом. Это приспособление, ясно показанное на рис. 63 (схема *10),* способствует маскировке ног. Таким образом, видимая форма и контур жабы очень напоминают листья, среди которых она живет. Это сходство еще более усиливается ее размерами, зеленой окраской, тонкой линией, идущей посредине спины и напоминающей среднюю жилку листа, а также наличием на спине двух маленьких блестящих черных точек, которые точно имитируют дырочки в листе.

Я описал в другой работе [107] поведение этой интересной маленькой жабы, *Bufo typhonius:* «Она оставалась совершенно неподвижной, пока я устанавливал штатив, наводил на фокус фотоаппарат и делал несколько снимков. Она не делала никаких попыток к бегству даже тогда, когда ее взяли в руки, а позволила без сопротивления делать с собой все, что угодно, явно полагаясь на инстинкт неподвижности, точно так же, как сделал бы птенец авдотки ери сходных обстоятельствах». Я принес жабу домой и шесть недель держал ее в ящике, дно которого было усыпано влажными листьями. Интересно, что жаба ни разу не сделала попытки спрятаться под листьями и всегда сидела на них совершенно открыто. Ее способом ловли добычи было неподвижное ожидание в засаде, пока в зоне достижимости длинного подвижного языка не появлялась бабочка или муха.

Мы уже видели, что у *Platax* и *Monocirrhus* сходство с листом достигается совершенно разными путями. Но обе эти рыбы имеют плоскую, сдавленную с боков форму тела. У *Bufo typhonius* мы встречаемся с иным способом, которым достигается сходный результат. У этой жабы тело уплощено в вертикальной плоскости, т. е. сверху вниз. Края «листа» образованы не передним и задним и не спинным и брюшным краями тела, а боковыми краями животного, тогда как «средняя жилка» идет не вдоль и не поперек боковой стороны, а по середине спины, то есть именно там, где она может выполнить свою видимую функцию. Если продумать эти факты, они кажутся весьма замечательными. Трудно объяснить эти изменения, столь различные по природе и столь сходные по функции, иначе, как тем, что они выработались для общей цели, а именно для подражания.

РАЗЛИЧНЫЕ СПОСОБЫ, КОТОРЫМИ СОЗДАЕТСЯ ВПЕЧАТЛЕНИЕ ПЛОСКОГО ТЕЛА

Типы листьев, используемые животными в качестве «моделей», весьма различны. Они могут быть длинными или широкими, зелеными или бурыми, живыми или мертвыми, свежими и плоскими или высохшими и покоробленными. Но из всех качеств листа *тонкость* является одним из наиболее постоянных и типичных. Эти органы, с помощью которых осуществляется процесс фотосинтеза, очень сильно меняются по размерам, контуру и изрезанности, но они обычно тонки и по физиологическим причинам должны быть тонкими. Но вообще крайняя тонкость тела у животных, — редкое явление. Она может быть достигнута лишь путем глубокой перестройки как организма в целом, так и различных внутренних органов. Поэтому весьма интересно рассмотреть, каким образом у разных листоподобных животных создается такая внешность.

Действительная тонкость, создаваемая сплющиванием тела. Иногда, конечно, это свойство животного реально и достигается, как мы уже видели, крайним сплющиванием в горизонтальном направлении, как у рыб *Monocirrhus* и *Platax,* или в вертикальном, как у жабы *Bufo typhonius* и насекомого *Phylliurn.* Эти животные зашли очень далеко в отношении изменения формы тела. Среди ящериц прекрасным примером такого рода является маленький

хамелеон из Бельгийского Конго, известный под названием *Rhampholeon boulengeri* (рис. 62).

Ложное впечатление тонкости, создаваемое крыльями насекомых. Чаще, особенно у насекомых, сходный эффект достигается поверхностями крыльев, либо поднятыми вертикально, как у бабочек, например *КаШта,* и у прямокрылых, например *Tanusia* и *SyStella,* либо распростертыми горизонтально, как

Рис. 62. Хамелеон *Rhampholeon boulengeri* в естественных условиях.

у ночных бабочек, например *Timandra* и *Oxidia,* и богомолов, например *Ckoeradodis* и *Phyllocrania,* у которых тело или относительно невелико или же в положении покоя большей частью скрыто.

Быть может, среди бабочек и даже во всем животном мире нет более совершенного примера сходства с листом, чем виды индо-малайского рода *КаШта,* очертания и окраска которых, с мнимыми черешком, средней жилкой, заостренной вершиной, боковыми жилками, поддельными пятнами плесени и мнимыми повреждениями насекомыми, доводят обман до совершенства. Это, конечно, классический пример покровительственного сходства, который достаточно хорошо известен, чтобы его нужно было здесь

описывать. Но это никоим образом не единственный или исключительный случай. Например, сходные формы многочисленны среди южноамериканских родов лесных бабочек, как *Pierella, Catoblepia, Taygetis, Anoea.* Другие, подобно прекрасным прозрачнокрылым видам *Haetera,* если не напоминают листьев сами по себе, то достигают той же цели иным путем: когда они опускаются на лиственный ковер леса, всякие следы их прозрачных крыльев скрываются из глаз, потому что сквозь эти крылья просвечивает рисунок листа, на котором сидят бабочки. Подобно морскому планктону, они, сделавшись прозрачными, почти достигли состояния невидимости.

Ночные бабочки, как и дневные, часто защищены благодаря более или менее точному сходству с листом. Поскольку эти насекомые обычно сидят, расправив горизонтально все четыре крыла, более специализованные листообразные формы имеют характерный рисунок, например ложную среднюю жилку, которая идет поперек верхней поверхности всех четырех крыльев, очень красиво иллюстрируя принцип составной расчленяющей окраски. Это хорошо видно, например у *Gorgonia augusta* из Британской Гвианы и у европейской *Timandra amata* (фото 18, *2* и рис. 63, *2).* Совсем иное расположение мы находим у таких видов, как *Miniodes ornata* и *Phyllodes consobrina.* У них задние крылья очень заметны, но у отдыхающего насекомого покрыты передними крыльями, каждое из которых точно воспроизводит внешний вид листа. У первого из них (см. фото 27, *2* и рис. 63, *11)* сходство просто поразительно, причем имитация средней жилки и боковых жилок четко выделяется своим черным цветом на буром фоне, а отверстия имитируются пятнами белых чешуек.

Ложное впечатление тонкости, создаваемое скрадывающим затенением. Имеется много случаев, когда налицо не столько действительная, сколько кажущаяся тонкость, и когда вместо уплощения применяется обман. В качестве примеров типичного камуфляжа, быть может, наиболее замечательны те случаи, когда эффект достигается на основе тайеровского принципа скрадывающего затенения. Несомненно, что большая трудность отыскания относительно крупных животных, например лопастеносного хамелеона *(Chamaeleon dilepis),* наиболее обычного вида хамелеонов на нижнем Замбези, обусловлена тем, что *тело, в действительности столь плотное и округлое, на вид столь тонко и плоско.* Поэтому глаз и не может отличить хамелеона от листьев, среди которых он покоится. Этот же принцип приложим и к более крупным ящерицам, например бразильской *Iguana tuberculata,* хотя здесь и нет сходства с листом в деталях, однако сочетание скрадывающего, затенения и расчленяющего рисунка соответствующих тонов делает ящерицу почти незаметной среди листьев.

В уменьшенном масштабе, и притом в гораздо более совершенном виде, этот обман наблюдается у совершенно иной группы животных— у гусениц различных бражников. Благодаря магическому сочетанию зеленой окраски, скрадывающей противотени, и рисунка из диагональных полос их крупные мясистые тела кажутся нижними поверхностями тончайших «листьев» (см. фото 3 и рис. 3 и 63, *8*).

В этих случаях наблюдается не только скрадывание объемности и рельефа гусеницы посредством противотени, создающей впечатление плоской поверхности. На эту мнимо плоскую поверхность нанесен и мнимый рельеф, имитирующий боковые жилки и расположенные между ними пространства листа. Такая оптическая иллюзия описана Хингстоном, который пишет о гусенице бражника *Protambulix strigilis* (или какого-то близкородственного вида) в Британской Гвиане следующее: «Основной цвет этой гусеницы — серовато-зеленый. По средней линии спины проходит продольная темночеленая полоса. На боках гусеницы расположен ряд косых треугольных полос, разделенных на светлые и темные участки. Эта крупная гусеница питается на кустарнике из сем. *Anonaceae* с большими овальными листьями. Общая окраска гусеницы напоминает окраску листа. Гусеница обычно располагается вдоль средней жилки листа, охватывая его основание задними брюшными ножками. В результате такого положения продольная полоеа, проходящая посередине спины гусеницы, совпадает с темной средней жилкой листа, что, конечно, способствует гармонии цветов. Ее боковые полосы также довольно точно совпадают с боковыми жилками листа. Эти жилки отделены друг от друга вогнутыми участками листа, и... эта смена вогнутых мест приподнятыми жилками приводит к образованию косых теней на поверхности листа. И вот, косые полосы по бокам гусеницы точно совпадают с этими тенями. Они чередуются на таком же расстоянии, имеют такую же форму и почти такую же степень изогнутости, а их разделение на две части, темную сверху и светлую снизу, строго соответствует внешности листа, выпуклые жилки которого освещены, тогда как на пространства между жилками падает тень. При изучении живой гусеницы... становится ясно, что свет и тени на поверхности листа заменены у гусеницы цветным рисунком» [265].

Одним из наиболее совершенных примеров, известных мне, является гусеница глазчатого бражника *(Smerinthus ocellatns)*, уже упомянутая в гл. 3. Здесь мы получаем удивительное впечатление уплощенности, создаваемое сочетанием перевернутой противотени с перевернутой созой. И на этом фоне светлыми и темными тонами написана картина жилкования листа.

Особенно интересно отметить, что подобный же способ подражания листу с помощью диагонального рисунка, нанесенного

на оптически уплощенную поверхность и изображающего лист с его боковыми жилками, независимо развился у разных ящериц, например у живущей среди ветвей бразильской *Polychrus marmoratus*. Ее зеленая чешуйчатая одежда часто украшена темными и светлыми диагональными полосами (рис. 63, *9*). Такие рисунки,

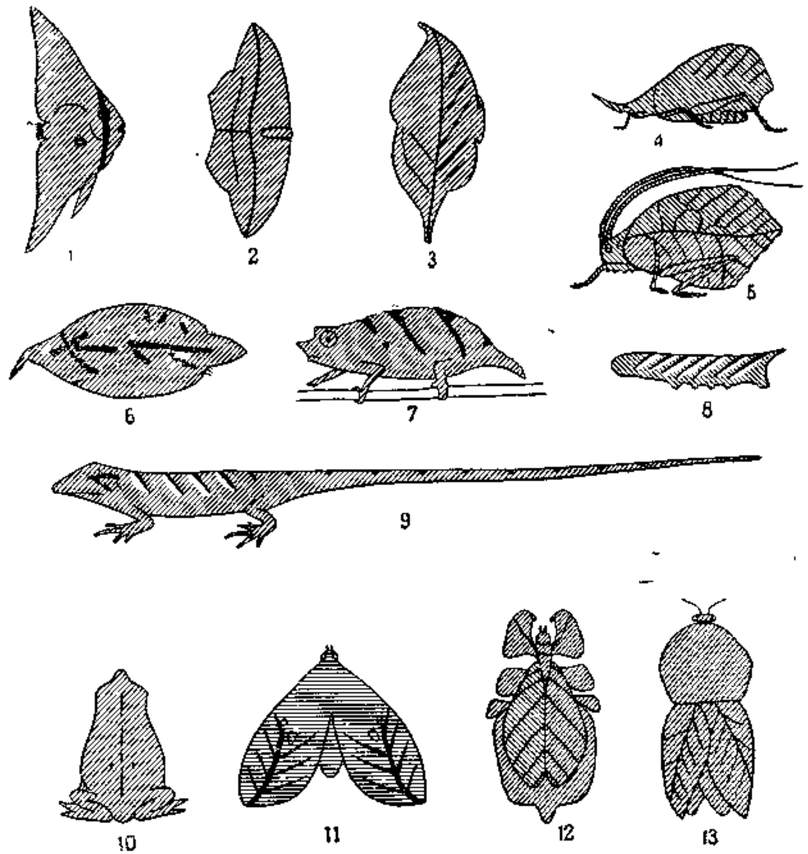


Рис. 63. Специализованное сходство с листьями у различных животных:

1 — рыба *Platax vespertilio*; 2 — пяденица *Timandra amata*; 3 — бабочка *Kallima paralecta*; 4 — саранчевое *Systella rafflesii*; 5 — кузнечик *Cycloptera* sp.; 6 — рыба *Monocirrhus polyacanthus*; 7 — хамелеон *Rhampholeon boulengeri*; 8 — гусеница *Smerinthus ocellatus*; 9 — игуана *Polychrus marmoratus*; 10 — жаба *Bufo typhonius*; 11 — бабочка *Minioides ornata*; 12 — листотелка *Phyllium crurifolium*; 13 — богомол *Choeradodis rhomboidea*.

расположенные на мнимо плоской поверхности (примеры чего мы уже рассмотрели), встречаются почти в каждой группе животных и почти в любых условиях среды и, конечно, прекрасно иллюстрируют уже не специализованное, а общее сходство

со средой. Мы встречаем их в криптических нарядах многих млекопитающих, в разрисованном оперении бесчисленных птиц и в расчленяющих одеяниях, носимых змеями и ящерицами, лягушками и рыбами. Хотя они не столь часто используются для изображения определенных предметов, однако подобные случаи ни в коей мере нельзя считать редкими. В этой книге мы приведем и другие примеры, как пелагическая креветка *Hippolyte acuminata,* внешность которой описана на одной из последующих страниц.

Ложное впечатление тонкости, создаваемое изменением строения. Совсем иным способом создания ложной уплощенности являются модификации строения в виде складок кожи или выступов хитина, создающих кажущееся сходство с краем листа. Мы уже упоминали о боковых складках, наблюдаемых у жабы *Bufo typhonius.*

Южноафриканский представитель того же рода, известный иод названием *B. superciliaris* (фото 25, *2),* также обладает подобной складкой, теряя ее разве после очень сытного обеда, когда все складки сглаживаются. Но особенно интересна окраска этой "крупной и красивой жабы. Дорзальная поверхность головы и туловища .уплощена, а между надглазничными выступами вогнута. Эти выступы, имеющие по бокам продолжения в виде складок кожи, более или менее резко отделяют верхнюю поверхность от нижней. Верхняя поверхность окрашена в бурый или серый цвет, обычно с более темными пятнами и другими отметинами, которые делают ее удивительно сходной с поверхностью мертвого, высохшего и побуревшего листа. Но непосредственно под этой дорзальной областью окраска резко и сильно меняется. Книзу от надбровного выступа и кожной складки бока головы и тела окрашены в густой каштаново-коричневый цвет. Располагаясь на частях тела, уже находящихся в тени, каштаново-коричневая окраска углубляет и усиливает эту тень, создавая таким образом оптический эффект очень темной и резко очерченной тени под краем листа. Система окраски здесь по существу прямо противоположна той, которая имеется у животных со скрадывающей противотенью. И ее цель обратная — *вместо того, чтобы уничтожать боковой рельеф, эта система окраски усиливает его;* вместо того, чтобы делать бок лягушки мнимо плоским, эта окраска заставляет его выделяться в качестве четкой, резко очерченной полосы. Все вместе представляет удивительнейший и прекраснейший пример природного камуфляжа. Очень трудно дать достаточно убедительное описание этого животного. Его нужно видеть в природе. В этой жабе мы встречаем еще один пример того, что мы неоднократно обнаруживали у разных животных — цвет и контур, форму и рисунок, сочетающиеся так, чтобы произвести ложное впечатление на чувство зрения. Здесь мы видим структурный эффект действительно существующей складки, усиленный оптическим эффектом несуществующей в действительности тени. Мы видим большую и объемистую жабу, форма которой благодаря обманчивому >зору окраски разорвана так, что верхняя часть ее выглядит наподобие тонкого, долго лежавшего листа, а нижняя часть — наподобие глубокой, темной тени, отбрасываемой этим листом. В дополнение ко всему этому мы должны иметь в виду и поведение самой жабы, неподвижно сидящей в лесу на земле, покрытой настоящими листьями, среди которых жаба прячется,— и иллюзия оказывается полной.

У многих насекомых имеются выступы, которые придают краям тела форму пластинок и создают иллюзию тонкости. Интересный пример этого типа был описан Никольсоном у австралийского прямокрылого *Goniaea australasiae,* который часто встречается на земле среди мертвых листьев эвкалиптов. Окраска этого прямокрылого бурая, но значительно меняется у разных особей, и в общем спектр ее тонов приблизительно соответствует спектру окрасок мертвых опавших листьев. Но, как указывает Никольсон, коренастое тело насекомого все же делало бы его заметным среди таких тонких, плоских предметов, как листья, если бы не специальное изменение строения, наблюдающееся и у нимфы и у взрослой особи, а именно выдающийся, сжатый с боков киль, идущий по средней линии крупной переднеспинки. У нимфы этот киль переходит в другой киль, идущий вдоль всех брюшных сегментов; v взрослой же особи он почти сходится с килем, образованным сложенными на спине надкрыльями. В обоих случаях этот тонкий край, идущий вдоль всей спины, создает «очень обманчивое впечатление тонкого и плоского предмета, если только не смотреть на него прямо сверху» [440].

Ложное впечатление тонкости, создаваемое сходством с изогнутыми листьями. Наконец, существуют другие животные, имитирующие листья, которые разрешают проблему утончения тела другим путем или скорее обходят ее, изображая *согнутый* или *сломанный* лист. Прекрасной иллюстрацией этого любопытного приема являются куколки некоторых бразильских бабочек, принадлежащих к роду *Ageronia.* Делая сборы близ Рио-де-Жанейро, я наткнулся на куколку *A. amphinote,* висящую на стене старого сарая, в положении, в котором она привлекала к себе внимание. Частью зеленая с бурыми жилкообразными отметинами и красноватыми ржавыми пятнами, а частью темнобурая, она очень напоминала по окраске лист. Обманчивое сходство усиливалось наличием у ее свободного конца Двух тонких и слегка закрученных нитей, напоминавших оборванные концы скрученного и съежившегося листа. Когда такие

куколки подвешены среди лесной листвы, они прекрасно замаскированы от глаз насекомоядных врагов.

Более или менее аналогичный пример представляет европейская ночная бабочка *(Phlogophora meticulosa),* которая обычно отдыхает на траве; ее крылья сложены вдоль тела и разрисованы так, что насекомое выглядит, как скрученный гниющий лист желто-бурого цвета с темнобурыми, розоватыми и оливковозелеными пятнами.

Сходная внешность встречается также у некоторых гусениц, которые носят критические одеяния, напоминающие скрученный дли свернутый лист, как это наблюдается, например, у некоторых гусениц бражников, хорошо изображенных Моссом. Наброски гусениц *Enyo japix, Epistor cavifer* и *Epistor lugubns,* сделанные по рисункам Мосса (см. рис. 45), покажут лучше, чем длинное описание, как достигается иллюзия в этих удивительных примерах обманчивой окраски.

СПЕЦИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО С КОРОЙ

Если мы учтем, насколько велики изменения формы, необходимые для создания сходства различных животных с листьями, насколько велика степень достигнутого сходства, имитирующего часто мельчайшие детали, насколько широко распространены подобные случаи как среди разных групп животных, так и в разных частях света, то неудивительно, что покровительственные сход ства с другими предметами, например корой или лишайниками (обычно требующие меньшего отклонения от первоначальной формы), окажутся еще более частыми и распространенными.

Примеры бабочек, жуьов-дровосеков, долгоносиков, пауков, •сенокосцев и других беспозвоночных, имитирующих кору, известны достаточно хорошо, чтобы здесь стоило рассматривать их подробно. Среди ночных бабочек, например, этот критический прием развился независимо у многих видов бражников, совок, хохлаток, листоверток, огневок и пядениц, отдыхающих на коре. Сюда относятся, несомненно, некоторые из наиболее эффективных примеров покровительственного сходства во всем животном мире, в частности палеарктический сосновый бражник *(Hyloicus pinastri),* восточноафриканский *Xanthopan morgani* (фото *21)* и бразильский *Protoparce rustica* из сем. бражников, а также палеарктические *Pachys strataria* (фото 8) н *Xantkcrhoi fluctuata* из сем. пядениц.

Интересно, что у таких критических видов, например *Boarmia gemmaria* (фото 23) и многих других пядениц, обычно расправляю щих в спокойно^! положении все четыре крыла, как передние, так и задние крылья имеют одинаковую покровительственную окраску, причем рисунок часто повторяется и его элементы совпадают на всех четырех крыльях, весьма усиливая расчленяющее

действие. В то же время у других видов, например у ленточницы *Catocala electa* и \ *Triphaena fimbna.,* которые сидят, стожив передние ьрьпья так, что прикрывают и пряч\т под ними задние крылья, последние часто окрашены иначе, а иногда даже очень ярко, если они обусловливают так называемые «вспыхивающие» окраски (см. гл. 23). Кроме того, засл}живает внимания, что некоторые бразильские дневные бабочки из рода *Ageronia,* имеющие обыкновение отдыхать, распростерши все четыре крыла на коре дерева, подобно ночным бабочьал!, также развили сходную систем} окраски, ибо у них покровительственная окраска, имитирующая кор\, располагается на верхних поверхностях всех четырех крыльев, тогда как снизу они могут быть окрашены в яркие цвета. Это по птостью противоречит обычном} для дневных бабочек положению, при котором нижние поверхности, видимые снаружи в положении покоя, оьрашены криптически, тогда как верхние поверхности обычно более заметны и часто имеют блестяща ю яркую окраску.

Вообще говоря, необходимо оттгосительно небольшое изменение формы, чтобы жук, клоп или ночная бабочка смогли более или менее удачно маскироваться под к}сочек коры, выступ ствола или обломок дерева, однако и в этом случае уплощенная форма, расчленяющий рисунок, инстинктивная неподвижность и адаптивная ориентация шрают важную роль, дополняя \гаскировку. Некоторые специализованные насекомые, вроде, например, удивительного растительноядного клопа-щитника *Phloea subquadrata* из Бразилии или замечательного плоского, питающегося грибами клопа *Dysodius lunatus* (сем. *Aradidae)* тоже из Бразилии (рис. 38), обладают чрезвычайно совершенным специализованным покровительственным сходством.

Среди древесных позвоночных встречаются аналогичные и часто весьма замечательные примеры сходства такого рода, в особенности среди лазящих лягушек, ящериц и птиц. Хорошим примером из первой группы в Восточной Африке является лягушка *Chiromantis xerampehna* (фото 20), а в Северной Америке некоторые квакши, например *Hyla sqmerella,* прекрасную фотографию которой дает в своей работе Барбур [19]. Еще более совершенным примером является маленькая, живущая на соснах, квакша *Hyla femorahs,* которая имеет бурое, короподобное, расчленяющее одеяние, похожее на наряды многих ночных бабочек. Фотография, ярко иллюстрирующая действенность ее маски ровки (здесь мы встречаем хорошо знакомые нам глазные полосы и резкие контрасты тонов), была опубликована Гарпером [229], который сделал интересное сообщение о жизни этого вида в штате Джорджия. На этой фотографии лягушка изображена в период дневного покоя, частично скрытая выступом коры сосны. Здесь мы должны отметить именно тесную связь лягушки с сосновой

корой, которую она напоминает, так как Гарпер указывает, что ни одно другое североамериканское земноводное, повидимому, не связано столь тесно с соснами. «В районе Окефеноки я редко находил ее далеко от сосны. В болотистых местах она может отсутствовать на значительных пространствах, если на них нет сосен. Но стоит только появиться нескольким соснам, и сейчас же можно услышать голос этой квакши».

Среди ящериц сходный тип окраски наблюдается у многих родов *Iguanidae* Нового Света, живущих на деревьях, и повторяется у *Agamidae* Старого Света. Он повторяется также у распространенных во всех частях света гекконов, среди которых примерами имитирующих кору являются *Hemidactylus richardsoni* из западной Африки (рис. 64) и *H. leschenaulti* с Цейлона, а также *Phyllurus lichenosus* из Квинсленда и *Aristelliger praesignis* из Вест-Индии. Окраска «под кору» наблюдается у нищух, вертишеек, сов, козодоев, белоногов и других птиц, живущих на коре.

СПЕЦИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО С ЛИШАЙНИКОМ

Рассмотренные нами короподобные формы по своей внешности близки к другим формам, которые очень напоминают лишайники, растущие на деревьях или стенах. Сходство это является в буквальном смысле слова поверхностным, иначе говоря, оно обычно обусловлено чрезвычайно оригинальным и обманчивым расчленяющим рисунком, который создает зрительное впечатление неправильных выступов и глубоких трещин даже тогда, когда они, как это часто бывает, изображены на плоской поверхности крыла бабочки или на яйцевидном брюшке паука. Действительная же форма животного обычно сохраняется. Поэтому, с точки зрения камуфляжа, такие случаи сходства с лишайником представляют очень большой интерес.

Виды, напоминающие лишайники, не ограничены в своем распространении только каким-либо определенным континентом или страной. Их можно видеть на известняковых стенах сада в Вильтшире или на склонах потухшего вулкана на Канарских о-вах, в роскошных влажных тропических лесах Южной Америки или на скалистой вершине горы в Шотландии. Не ограничены они и пределами одного типа или нескольких семейств. Везде, где лишайники составляют характерную черту окр5^{7}жающей среды, встречаются различные животные, питающиеся ими, прячущиеся между ними или охотящиеся среди них. Многие из этих животных, образующих очень разнородную группу, куда входят сенокосцы и пауки, богомолы, палочники и саранчевые, бабочки и гусеницы, долгоносики и жз'ки-дровосеки, гекконы и древесные лягушки, маскируются впод лишайники». Они окрашены (а иногда изменены по форме} так, что напоминают лишайник, и их чрез-

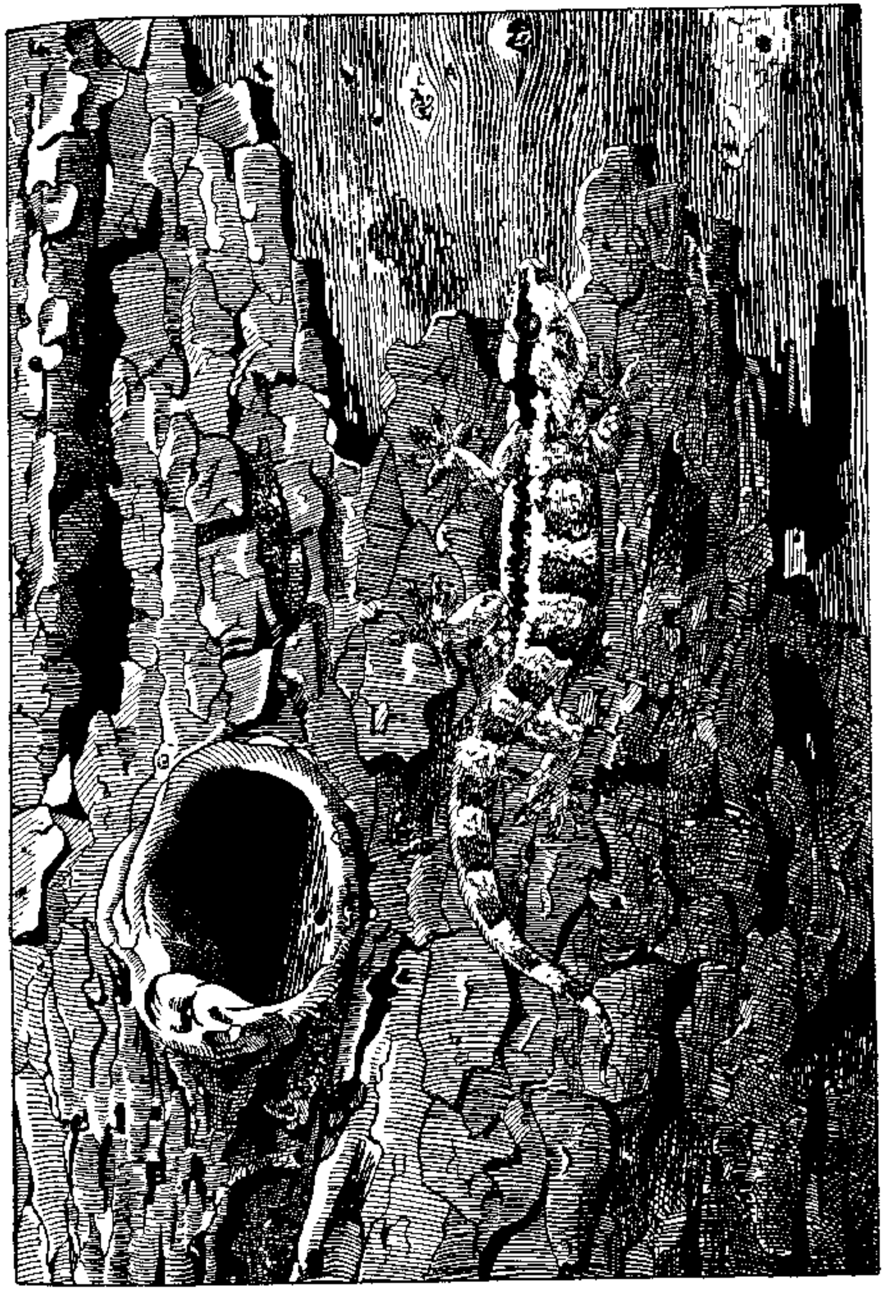


Рис. 64 Геккон *Hemidactylus richardsoni*.

вычайно трудно, а часто почти невозможно отыскать на их естественном фоне, где они ютятся, питаются или охотятся.

Недостаток места позволяет мне лишь перечислить несколько примеров. Британские чешуекрылые, как гусеницы, так и имаго, дают много поразительных случаев. На стадии гусеницы этим свойством в особенности замечательны монашенка *Porthetria monacha* и пяденицы *Gonodontis bidentata* и *Chora hchenana*. Гусеница последней, имеющая светлозеленую окраску с прерывистыми и неправильными черными пятнами, обладающая ярко выраженным обманчивым сходством со своим кормовым растением, лишайником *Usnea barbata,* весьма обычна на деревьях и ИЗl о-родях. Как указывает Паультон, часто она настолько хорошо укрывается среди неровностей лишайника, что становится почти совершенно неразличимой [496].

Среди имаго бабочек, живущих на Британских о ват, два вида, пожалуй, особенно замечательны своим сходством с зелеными лишайниками. Это совки *Agriopii aprilina* и *Diphtera onon.* У этих красивых насекомых передние крылья имеют зеле ную основною окраску, прерываемую у первого вида черными отметинами с белыми углами, а у второго — белыми полосами, пересеченными неровными черными полосами. Днем эти бабочки отдыхают на стволах и ветвях дуба и других деревьев. Другие виды, например совка *Bryophila pet la,* часто отдыхают на старых, поросших лишайником стенах, на которых кормятся гусеницы и на которых кремовые передние крылья бабочки, испещренные аспидно-серыми пятнами и неправильными черными линиями, воспроизводят окраску сероватого лишайника с его неправильной мозаикой из кремовых освещенных участков и глубоких теней.

Действенность сходства. Глаз, или, вернее, мозг, очень легко обманывается подобным сходством Я хорошо помню один сличай, когда, эьскурсируя под Бредфордом на Авоне и желая зафиксировать покровительственное сходство *Bryophila perla,* я установил штатив фотоаппарата сантиметрах в тридцати от бабочки, сидевшей на старой стене Приготовившись снимать, я взглянул на бабочка, чтобы удостовериться, что она еще на месте, и обнаружил, ь. своему большому неудовольствию, что, видимо, спугнул насекомое, когда возился с фотоаппаратом. Во всяком случае, бабочка исчезла. Чтобы удостовериться, я подверг тщательному и внимательному изучению камень, на котором она сидела, прослеживая точное место по направлению фотоаппарата, но не мог разглядеть никаких признаков бабочки. И только когда я почти уверился, что потерял свою бабочку и был готов повернуться, чтобы снова закрыть кассету, я вдруг обнаружил то, чего столько времени не замечал. Моя *Bryophila* была здесь все время, она со-

верш[енн0 не] двигалась и буквально «глядела на меня». Мне еще никогда не приходилось так сильно обманываться. Но в этом-то, без сомнения, и заключается функция расчленяющей окраски, л ьогда я снова рассмотрел насекомое, то переста і бранить себя за слепоту и снова стал восхищаться столь совершенным и столь действенным приспособлением.

Не имеет смысла умножать примеры подобного рода, из которых один из наиболее замечательных — долгоносик *Lithinus nigrocristatus.* Другой прекрасный пример — удивительный древесный плоскохвостый геккон *(I roplates fimbnatus).* К сожалению, оба эти вида известны мне лишь по музейным экземплярам. Однако ни один натуралист, работавший в полевых условиях, не подумает, что эти виды менее заметны на куске коры в витрине музея, чем в природных условиях. В природе животное, положение покоя которою приспособлено к условиям его жизни, а окраска не выцвела, гораздо лучше укрыто от взгляда, чем мертвые, высохшие останки в музейной витрине. Каждому знакома по выставочным экспонатам знаменитая бабочка-лист *Kallima.* Вот как Уоллес описывает ее в природных условиях. «Маскировка, создаваемая этой удивительно:! имитацией, вполне совершенна. На Суматре мне часто приходилось видеть, как эта бабочка, садясь на куст, исчезала, как по волшебству. Однажды мне посчастливилось точно заметить место, на которое она села, но даже тогда на некоторое время я потерял ее из виду и только после длительных поисков обнаружил,что она сидит прямо у меня перед глазами» [646]. В качестве примера расчленяющей лишайникоподобной распветки, сфотографированной в природных условиях: и иллюстрирующей это положение, мы можем привести пяд[га]ницу *Pachys strataria* (фото 8). Удивительный пример подобной расч іеняющей окраски представляет также сенокосец *{Phalangium opilio).* Спина его украшена полосой фиолетово-бурого цвета, по бокам темнеющей и переходящей в бледно охристую. Непосредственно под резко очерченным неправильным зубчатым краем этой полосы окраска внезапно переходит в кремовую, постепенно переходящую в серый цвет лишайника. Внезапный переход от темного охристого тона к очень светлому кремовому, в сочетании с неправильной формой полосы, вдоль которой совершается этот переход, производит такое действие, что животное становится Почти неразличимым, даже если целиком находится на виду.

Если принять во внимание обилие лишайников на стволах Деревьев, на кустах и на скалах, то едва ли можно удивляться, что в животном мире так часто встречается подражание именно Этим растениям. Кроме того, лишайники особенно удобны в качестве фона, на котором животному очень легко исчезнуть: они имеют неправильные контуры, сложный рисунок, контрастную расцветку и в то же время широко распространены.

Связь между окраской и местообитанием ачивотного. Дале ьо1да она не находится на растении, котором} подражает, лишайникоподобная форма, неподвижно сидящая на дереве или скале, может легко остаться незамеченной. Но знаменательно, что такие животные, как правило, связаны с лишайниками, которые они имитируют. Точно так же формы, подражающие коре, обычно живут на деревьях, похожие на водоросли — среди водорослей, похожие на кораллы — среди кораллов. И наоборот, мы напрасно будем искать в море животных, напоминающих экскременты птиц, мы не найдем здесь и форм, похожих на кору или на цветы Не увидим мы также животных, подражающих кораллам, на ство iах деревьев или животных, подражающих во дорослям, но живущи> среди наземной растительности.

Важные взаимоотношения между имитируемым объектом *а* есте ственным местообитанием имитатора могут рассматриваться в несколько ином свете при анализе внешности ряда родственных животных в связи с их местожительством и инстинктами. Например, среди ящериц одним из прекраснейших примеров сходства с ли шайниками, который мне довелось лично видеть в природных условиях, была ящерица *Agama atiicolhs.* В том месте влажною тропического леса в Аматонга (Португальская Восточная Африка), где я встретил эту красивую агаму, она вела в основном древеснып образ жизни. Ее можно было видеть греющейся на солнце на ння\ или бревнах либо бегающей по стволам больших деревьев, где ее окраска удивительно гармонировала с корой, покрытой лишайниками. Ее основной цвет меняется в пределах от бурого и оливкового до серебристо-серого и расчленен неправильными пятнами серебристо-зеленого и охристого цветов, разбросанными сине-зелеными и желтыми чешуями, а также яркими блестящими черными пятнами на плечах. Окраска головы варьирует от оливковой или серой до синен или изумрудной; хвост оливковый или серый, пересеченный серебристыми полосами. Никто из наблюдавших агаму в природных условиях не может не оценить замечательную действенность ее покровительственной окраски, сочетающей в себе все изменчивые оттенки лесной листвы, плесени и покрытой лишайниками коры с ее серебристыми освещенными участками и черными тенями. Сходные расцветки встречаются у обитающих на деревьях ящериц, принадлежащих к разным семействам и живущих в различных частях света. Среди *Igua nidae,* например, подобная окраска наблюдается у древесного *Anolis ortonu* из долины Амазонки, а среди гекконов (как уже упоминалось) именно так окрашен мадагаскарский плоскохвостый геккон *(Uroplates jimhriatus).* Этот тип окраски характерен для видов, обитающих на коре, тогда как j видов, жив}щих, например, в листве деревьев, в траве или в песчаных пустынях, эта окраска, ьаь правило, не встречается. Наоборот, виды aiaM, игуан и гек-

конов, характерные для постынь, например молох *(Moloch horndus)* из западной Австралии, жабовидная ящерица *(Pkrynosoma cornutum)* из Аризоны и *Palmatogekko rangei* из юго-западной Африки,—все одеты в однотонные, землистого цвета одеяния, гармонирующие с их окружением.

СПЕЦНАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО С ЛИАНАМИ

Мы отмечали в одной из предыдущих хлав, что покровительственная окраска делает многих древесных змей плохо заметными в природных условиях. Некоторые из них выделяются в этом отношении своим чрезвычайно тонким и вытянутым телом, похожим на лиану.*Этот тип специализации достигает своего высшего развития у остроголовок *(Oxybehs)* Центральной и Южной Америки, у серых древесных змей *(Tkelothornis)* тропической Африки и у плетевидных змей *(Dryophis)* юго-восточной Азии. Змеи, принадлежащие к перечисленным родам, должны в некоторых отношениях считаться единственными в своем роде, учитывая их исключительную гибкость, критическую окраску и высоко специализованный древесный образ жизни.

То 1ько те, кто наблюдал их в естественном местообитании, могут оценить, насколько изумительно сочетаются их внешность и инстинкты, создавая обманчивое сходство с зелеными побегами или мертвыми лианами, свободно извивающимися среди листвы. Прекрасный пример представляет бронзовая остроголовая змея *{Oxybehs acuттaШч).* Этот вид, имеющий зе геную, серую или бурую окраску, обладает узкой заостренной головой, чрезвычайно вытянутым телом и длинным, суживающимся к концу цепким хвостом. В тропических лесах нижней Амазонки меня просто поражал успешный камуфляж этой живой лианы. Первый же экземпляр, на который я наткнулся близ Пара, был для меня откровением в области покровительственной окраски. При длине 118 *см,* из которых на долю хвоста приходилось 48 *см,* наибольшая толщина тела лишь немного превышала 0,7 *см.* Иными словами, длина животного в 160 раз превышала его максимальную толщину. Серовато-бурая по окраске, испещренная серебристо-бурыми пятнами и маленькими отметинами цвета сепии, с мелкими чешуями, находящими друг на друга столь плотно, что их границы "тановятся неразличимыми, эта змея воспроизводит с замечате 1ьной точностью цвет, строение поверхности и общую форму лианы.

Эти змеи обладают инстинктом замирать, горизонтально вытянув на весу переднюю часть тела на 30 *см* или более в длину, что требует большого мышечного напряжения и регуляции. Иногда, находясь в таком положении, они раскачивают свое тело, чем увеличивается обманчивое сходство. Такие качающиеся

движения змей напоминают поведение листотелок *Phyllium,* инстинктивно имитирующих движения листа, колышимого ветром.

Трудно представить какое-либо животное, более совершенно приспособленное к среде и условиям жизни. Сочетание длины, легкости и большой мышечной силы позволяет этому удивительному плетевидному существу проползать извилистыми nj тями плавно, бесшумно и замечательно ловко сквозь роскошную широкую листву тропической растительности, взбираться по стволам деревьев, обвитым паразитическими и зпифитными растениями, или скользить легко и грациозно вдоль боковых ветвей; переносить переднюю часть тела без всякой поддержки через пространство, разделяющее соседние сучья, а при тревоге уноситься с быстротой летящей стрелы,едва касаясь ветвей,по которым проходит его путь. Змея может также, оставаясь неподвижной, исчезать из виду, становясь неотличимой среди переплетающихся вьющихся лоз и серых лиан.

Дитмарс [145] следующим образом описывает покровительственную окраску родственного вида — блестящей остроголовой змеи *(Oxybelis fulgidus):* «Я содержал четыре экземпляра этих змей в террарии с зеленым кустом и часто забавлялся, прося 'друзей сосчитать, сколько же их находится в террарии. Даже когда змеи находились на виду, все же было трудно отличить их тела от стеблей и листвы; лишь немногим наблюдателям удавалось заметить, что там находится больше двух змей».

Этот'род змей имеет своего африканского аналога в лице серой древесной змеи *(Thelotornis kirtlandii),* великолепного вида, сходного с *Oxybelis* своим чрезвычайно тонким вытянутым плетеобразным телом, покровительственной окраской пестрых — зеленых, бурых и серых — оттенков и своим преимущественно древесным образом жизни и характером питания. Никто из видевших животное в его естественной среде не может сомневаться в действенности его агрессивно-криптической окраски — приспособления, типичного для многих других африканских родов, например зеленых древесных ужей *(Chlorophis),* кустовых ужей *(Philothamnus)* и змей мамба *{Dendraspis),* но ни у кого из них не достигающего такого совершенства, как у этого вида, окраска, форма и инстинкты питания которого представляют крайнюю ступень специализации к жизни ва деревьях.

В тропической Азии не менее замечательны виды плетевидных змей *(Dryophis),* например *Dryophis prasinus* с Борнео, наиболее обычный вариетет которой имеет блестящую зеленую окраску. По Шелфорду, это «самое прекрасное и грациозное создание, какое только можно вообразить... Близкородственная зеленая плетевидная змея *D. mycterizans* из Индии, достигающая почти 2 *м* длины, по описанию Уолла [645], располагается на верхних ветвях кустов, где она обычно сходит за зеленый побег и

избегает обнаружения. Уолл отмечает также поразительную быстроту ее движения в листве и сообщает, что видел, как преследователи этой змеи, бегущие вдоль живой изгороди, лишь с трудом поспевали за ней. Такая быстрота движения, сочетающаяся с криптическилш инстинктами и столь совершенной покровительственной окраской, должна делать животное страшным врагом для птиц, ящериц и других змей, которыми оно питается.

СПЕДИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО С ЭКСКРЕМЕНТАМИ

Среди всего разнообразия явлений специализованного сходства одну из самых своеобразных категорий составляют некоторые животные, обнаруживающие поразительное и близкое сходство с экскрементами птиц. Классический пример этого рода представляет паук *Ornithoscatoides decipiens,* открытый Форбсом на восточной Яве (рис. 77). Поскольку, однако, сходство в этом случае является по функции преимущественно приманивающим, мы подробно рассмотрим его в одной из следующих глав.

Многие насекомые, принадлежащие к различным группам и населяющие разные части света, представляют примеры специализованного сходства того же типа, но в основном защитного по функции. Поучительно проследить, как такая обманчивая внешность создается множеством совершенно различных способов.

Некоторые ночные бабочки из сем. пядениц и серпокрылок, окрашенные в белый цвет с черными, бурыми или серыми отметинами, обычно сидят, развернув крылья и тесно прижавшись к поверхности листьев. «В таком положении,— пишет Паультон [496],— они очень напоминают по внешности птичий помет, упавший со значительной высоты и поэтому расплющившийся в большое пятно». Хорошим примером этого является *Problepsis aegretta* (фото 31, *2).*

В других случаях наблюдается сходство с экскрементами более плотной консистенции, имеющими цилиндрическую форму, в противоположность рассмотренным выше случаям, когда имитируемый помет более жидок и уплощен. Его имитация воспроизводится некоторыми ночными бабочками, отдыхающими, сложив крылья вдоль тела и укрывшись ими, как плащом. Таковы маленькая южноамериканская*Stenoma,* описанная и зарисованная Бриндли [232], и европейские *Olethreutes salicella* и *Cilix glaucata* (фото 31, *1).*

Иногда таким образом маскируется не взрослое насекомое, а гусеница. Необычный случай этого рода, описанный Ньюнхемом, приводится Паультоном [513]. Рисунки и описания Ньюнхема показывают, что речь идет, вероятно, о гусенице из сем. *Notodontidae.* Он пишет: «Я наткнулся на эту гусеницу в августе или сентябре 1892 г. у Ахмедабада, насколько я помню.

на кустарнике *Salvadora... я* наклонился, чтобы поймать жука, и, протягивая руку, почти коснулся того, что принял за экскременты вороны. Тогда-то, к своему удивлению, я увидел, что это была гусеница, наполовину висящая, наполовину расслабленно лежащая на листе. Сильнее всего меня поразило кажущееся ненужным совершенство сходства, ибо мне показалось, что для гусеницы гораздо проще и надежнее на время отдыха спрятаться под листом.

Меня поразило и искусство, с которым окраска помогала воспроизводить различные поверхности: высохшую часть наверху, затем основную часть, влажную, вязкую и мягкую, и наконец блестящий шарик на нижнем конце».

«Блестящий шарик на нижнем конце», изображенный на рисунке Ньюнхема и, по словам Паультона, прекрасно имитирующий «каплю, образованную жидкой частью помета и соединенную узким тяжем с более плотными частями», в действительности представляет собой серединный выступ на спине гусеницы, причем голова втянута, так что этот выступ и образует нижнюю оконечность «помета».

Сходный пример такого же рода представляет в Британии молодая гусеница *Acronycta alni.* Другой очень интересный случай описан Карпентером [87] из Уганды. На листе одного дерева он нашел группу молодых гусениц шелкопряда *Triloqua obliquissima* (сем. *Bombycidae).* Темносерые гусеницы после первой линьки становились белыми как мел. Вследствие того, что они на этой стадии «всегда собирались вместе и питались на плоской поверхности листа (поведение, необычное для гусениц *Bombycidae)»,* группа очень напоминала пятно экскрементов.

У червеца *Naiacoccus serpentinus* из Лахора (Индия) сходный общий эффект достигается совершенно иным путем. В этом случае экскременты симулируют беловатые массы яйцевых мешков.

В эту категорию должна быть включена и окраска некоторых жуков. Два хороших примера представляют щелкун *Alans hieroghjphicus* из Уганды и долгоносик *Alcidei tnfidus* из Японии. Первый — вытянутый в длину жук, имеющий довольно пестрею окраску цвета сепии с белым, — очень реалистично воспроизводит помет какой-нибудь крупной птицы или ящерицы. Второй — овальный по очертанию— имеет серовато-белую окраску с черным седловидным пятном, которое расчленяет видимую форму даггоносика и одновременно придает ему общее сходство с погадкой. В др\гих случаях, например некоторыми жуками, имитируется помет не позвоночного животного, а гусеницы [87]. Относительно рода *Cklamys* Хинтон сообщил мне, что он встретил несколько подобных случаев в Мексике, причем было легче обнаружить обман на ощупь, пробам, тверд или мягоь подозрительный предмет, чем просто рассматривая его. В качестве примеров он приводит

мексиканского *Cklamys <ttictica.* чилийского *Ch. apricaria* и бразильского *Ch. arcula.* Он рассказывал мне далее, что, будучи потревожены, эти насекомые остаются неподвижными,впадая в состояние «.мнимой смерти», столь обычное для других критических организмов.

Я ДОРОЛЬНО подробно разобрал эти случаи сходства разных животных с экскрементами, потому что только таким образом можно ясно показать, насколько эффективно это обманчивое сходство. Оно вводит в заблуждение не случайных зрителей, ничего не знающих и мало интересующихся признаками, окрасками и значением явпений природы, а глаза изощренных наблюдателей, опытных натуралистов, самые знания, опыт и наблюдательность которых делают иллюзию еще более показательной.

Я хочу иллюстрировать это положение, кратко изложив еще два случая. Первый был любезно сообщен мне Уильямсом, который ответил на мой запрос следующее: «В окрестностях Амани (северо-восточная Танганьика) довольно обычна маленькая ночная бабочка, напоминающая помет птицы. Однажды я заметил такую бабочку на листе, но, внимательно рассмотрев ее с довольно близкого расстояния, пришел в конце концов к выводу, что это был просто птичий помет. Как раз, когда я уже собирался отойти, *этот* «помет» улетел прочь!»

Сходный случай списан Бринцли. В Британской Гвиане она собрала на виноградной лозе полдюжины гусениц крупной бабочки из рода *PopШо,* напоминающих птичий помет, и принесла их домой для изучения. «Спустя несколько мпнут,— пишет она,— я увидела то, что сочла за одну из этих гусениц, случайно оброненным и лежащим на пороге и подняла это с пола. Оказалось, однако, что я была обманута и что это был настоящий помет пленного трубача, пасущегося около дома» (см. [232]).

Пожалуй, неудивительно, что и Форбо и Ньюихем, дпа натуралиста, открывших эти спегдиализованные примеры, считали внешнее сходство излишне совершенным. (Эта же точка зрения высказывалась и в отношении других случаев детального специализованного сходства, подобного проявляемому, например, многими листообразными прямокрылыми и бабочками.) Но, как указывает Паультон, «категория врагов, которая могла усвоить, что кокон тоньше всего там, где он прикрепляется к листу, и может быть лучше всего открыт именно продалбливанием листа, вряд ли будет обманута таким простым приемом, как отдых на нижней поверхности листа. Открытое положение на верхней стороне при наличии уже описанного маскарада дает, вероятно, значительно бо́льшие преимущества, в особенности если имитируемый предмет и неприятен и очень обычен в данных условиях, а насекомые-имитаторы относительно редки» [513]. Следует также отметить, "что и эти п многие другие примеры очень детального сходства

наблюдаются в тропических странах, где межвидовая борьба между жертвой и хищником идет непрерывно и очень напряженно.

Рассматривая функции сходства, мы должны помнить, что экскременты обыкновенно не поедаются птицами (хотя в санитарных целях многие птицы поедают помет своих птенцов или удаляют ого из окрестностей гнезда). С. другой стороны, экскременты привлекательны для различных насекомых — клопов, мух, бабочек и других, которые посещают их из-за содержащейся в них влаги. В силу этого у пауков имитация может иметь двояк} к> функцию — приманки и маскировки. Она может служить и для привлечения добычи и для обмана врагов. Но у чешуекрылых, будь то гусеницы или имаго, у долгоносиков и других жуков сход ство служит только для оборонительных целей. Нужно признать, однако, что фактические данные, помимо важных априорных соображений, еще скудны, настоятельно необходимы дальнейшие наблюдения, подкрепленные опытами над этими крайне интересными созданиями, напоминающими экскременты.

РАЗЛИЧНЫЕ СПОСОБЫ ДОСТИЖЕНИЯ СПЕЦИАЛИЗОВ4ННОЙ КРИПТИЧЕСКОЙ ВНЕШНОСТИ

В разделе, посвященном сходству с листьями, лишайниками я экскрементами, мы видели, как одна и та же цель достигалась у различных животных совершенно разными средствами. Действительно, этот основной принцип конвергенции проходит красной нитью сквозь все категории явлений приспособительной окраски. Решают внешний вид и его.действие на наблюдателя. Способы, которыми создается этот вид, являются лишь средством для достижения цели.

Сходство Р прилистниками. Это явление отчетливо иллюстрируется на примере двух очень далеких систематически насекомых — полужесткокрылого и гусеницы, обитающих в тропических лесах Британской Гвианы и защищенных специализованным сходством с прилистниками. Первый из них — *Lycoderes hippocampus* из сем:. *Membracidae* — был описан Бриндли. Это насекомое имеет черную переднеспинку, удлиненную кзади и образующую длинный рог. Крылья прозрачны и сквозь них можно видеть зеленое брюшко. Это насекомое живет и питается у оснований листьев, где, как говорит Бриндли, оно представляет «со вершенное сходство г высохшим и частично скелетированным прилистником* *(tu,* **[2321).**

Весьма отличающееся приспособление было описано и зарисовано Хингстояом у гусеницы, которая сооружает конический, несколько изогнутый чехлик из бурых растительных волосков и живет в этом чехлике. К своему кормовому растению *Cephaelis*

tomentosa гусеница прицепляется через отверстие в основании конуса. В таком положении все сооружение выглядит в точности, как прилистник, растущий на стебле. Хингстон пишет: «Чехлик и прилистник имеют одинаковую форму и размеры; они прикреплены к растению в одинаковом положении и имеют одинаковый угол наклона. Их окраска также абсо штно идентична благодаря тому, что и тот и другой покрыты одинаковыми бурыми волосками. Пока чехлик не начнет двигаться, он неотличим от прилистника» [265].

Сходство с обломанными сучками. Можно привести здесь еще два примера, прекрасно иллюстрирующих, каким образом сходные эффекты мог\т быть достигнуты различными средствами.

1

2

Рис 65. Специализованное сходство бабочек с обломанными сучками

1 — Duomitus leuconotus. 2 — Phalera bucephala.

Среди имитируемых разными животными природных объектов в качестве моделей фигурируют и ветви или сучки с обломанными концами. Некоторые ночные бабочки достигают в этом отношении высокой степени совершенства. Одним из примеров является крупный древоточец *Duomitus leuconotus* из Индии и Цейлона. Эта бабочка летает по ночам, а днем отдыхает, сложив крылья вдоль тела и прижав их к бокам. В этой позе пучок волосков кремового цвета на груди, имеющий форму хохолка, и сходно окрашенный . аучок на голове, внезапно обрывающийся спереди, выглядят,

как расщепленных"! кончик обломанной ветви, тогда как красивые серые крылья с черноватым мраморным узорол! и неправильными сливочно-белыми пятнами, образующими расчленяющий рисунок, имитируют обветренную, покрытую лишайником кору.

Менее совершенно, хотя все же успешно, имитирует обчомоь веточки более обыкновенная бабочка—лунка серебристая *(Phalera bucephala)* из сем. *Notodontidae.* Ее серебристо-серые крапчатые передние крылья, которые у отдыхающего насекомого крышеобразно прикрывают тело, очень напоминают поверхность гналоге сучкэ, тогда как овальное охряное пятно на слегка во1нуты\ концах крыльев воспроизводит вид обнаженной древесины. Следует заметить, что у *I), leuconotus* впечатление обломанного сучка создается волосковидными чешуйками на голове и грд ци, т. е. передним концом тела, тогда как у *Ph. bucephala* аналогичное впечатление создается вогнутыми концами передних крыльев т. е. задним концом тела (рис. 65),

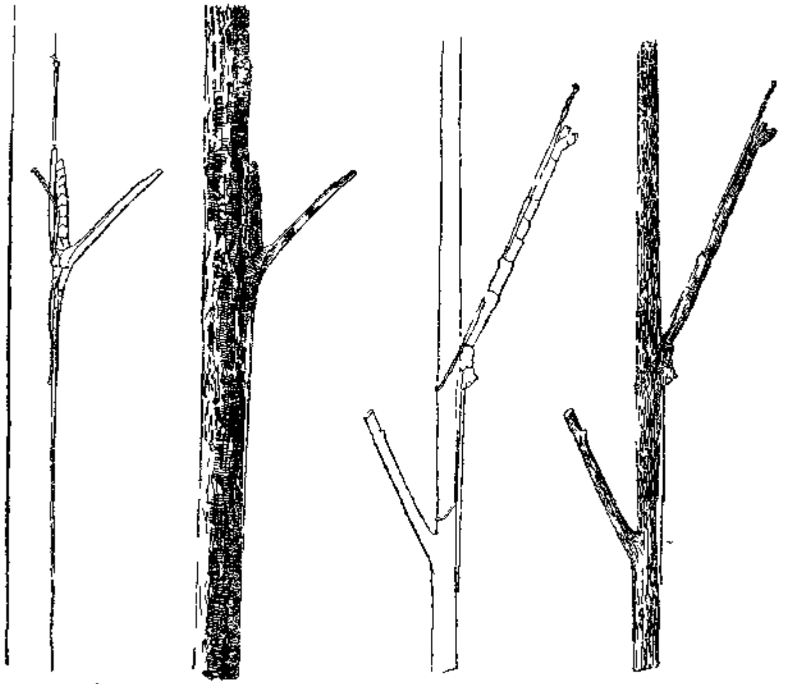
Сходство с растущими ветвями. Чаще моделью является не обломанный, а торчащий на более крупной ветви сучок. Крайне интересно, что этот специализованный тип обманчивого сходства доведен до совершенства у ряда весьма различных насекомых. Наиболее известны, конечно, примеры гусениц разных пядениц, которые отдыхают, выпрямив тело и отведя его под углом от ствола кормового растения.

В точности такой же эффект достигается совершенно другим способом *у* палочника *Parasosibia paiva,* своеобразная поза которого была описана Канп де Байоном, Фаврелем и де Више. Это насекомое отдыхает на ветке головой вниз, вытянув вперед усики *ж* передние ноги и уцепившись за растение второй парой ног. Все тела кзади от среднеспинки отклонено кнаружи под углом; оно выпрямлено и упруго, а ноги плотно прижаты к субстрату. Таким образом, передняя часть палочника выполняет ту жефункцию, что и задние сегменты гусеницы, с другой стороны, у гусеницы кверху направлена голова, а у палочника — брюшка (рис. 66, *2).*

Это положение приобретает еще большую поучительность, когда мы исследуем положение отдыха австралийского палочни-[сообразного кузнечика *Zabrcchilus australis.* Недавно я получил фотографию этого вида в природных условиях. Как и *Parasonbia parva,* он принимает положение годовой вниз, причем передние ноги и усики кузнечика сложены вместе и тесно прижаты к стеблю, совершенно так же, как у палочника. Но на этом сходство и кончается, так ьак «буковая ветвь» образуется только одними надкрыльями, устроенными таь, что они не могут быть прижаты к туловищу. Последнее, вместе с задними ногами, направлено назад и тесно прижато *к* ветке (рис. 66, *1).*

НЕСХОДСТВО ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННЫХ НАРЯДОВ В ПРЕДЕЛАХ ОТДЕЛЬНЫХ ГРl>ПП ЖИВОТНЫХ

Мы ужепрцвелимногослучаеврезких различий во внешнем виде, наблюдаемых среди близкородственных друг другу животных. По существу это —частное приложение к области приспособитель-



1 2

Рис. 66. Специализованное сходство с торчащими веточками, обусловленное криптической позой покоя·

1 — у кузнечика *Zabrochilus australis,* 2 — у палочника *Parasosibia parva.*

ной окраски общего закона адаптивной радиации, под которым подразумевается дивергенция родственных животных по ферме и строению. Это расхождение вызвано приспособлением к различным условиям жизни. Оно проявляется главным образом в разнообразии способов передвижения и питания, наблюдаемых в пределах отдельных классов и отрядов.

Покровительственная адаптивная радиация у палочников И богомолов. Хорошей иллюстрацией этого закона в приложении к проблемам маскировки или обмана в природе могут елј жить

крайне своеобразные и интересные прямокрылые — палочники *(Phasmidae).* Можно сказать, что, за возможным исключением клопов-хищнецов *(Reduvndae),* ни одно семейство[1] насекомых не проявляет столь большого разнообразия формы или внешности. Среди различных родов и видов имеется много таких, которые выглядят, как стебли, сучки или палочки. Эти формы могут иметь зелен}ю, бурую или серую окрась}; они могут быть широкими и имитировать кору, как *Cotylosoma dipneusticum* с Фиджи; могут быть очень крупными и напоминать ветви, как *Cyphocramagigas* с Амбоины, или чрезвычайно вытянутыми, с тонким и гладким телом и конечностями, напоминая молодые стебли растений, например *Carausius margaritaceus* из Аннама; или тело их может быть темно окрашенным, с грубой скульптурой и торчащими острыми, шипообразными иглами, подобно бразильской *Acanthoclonia saevissimus.* Другие виды, подобно *Aruanoidea grubaneri* из Перака, имитируют стебли травы или, подобно *Pnsopis piperinus,* куски коры, покрытые лишайником. Иные имеющие неправильную форму, напоминают по внешности мо\, например *Epicharmus marchali,* тогда как хорошо известные листотелки, например *Phylhum crurifolium* с Цейлона, оправдывают свое название, напоминая листья разных оттенков — красновато желтые, яркозеленые или рыжевато-бурые.

Показательно, что в тех случаях, когда оба пола различаются по способности к полету, крылья лучше развиты у самца, тогда как самки крупнее, менее подвижны и чаще неспособны к полету. Вероятно, с этим различием между потами связано и то обстоятельство, что обманчивое сходство с различными частями растений часто значительно лучше выпажено у самки, чем у самца.

Другие группы прямокрылых, например богомолы, саранчевые и кузнечики, также проявляют сходную адаптивную радиадию фот>м, подражающих различным частям растений. Например, среди богомолов мы находим виды, живущие на деревьях и напоминающие по внешности кору *(Amorphos^ehs annuhcoi nis* и *Majanga basilaris),* виды, обитающие в пустынях и напоминающие песчаную почву *(Eremiaphila tarnca),* тогда как другие выглядят подобно палочкам *{Leptocola giraffa),* стеблям злаков *(Mantis rehgiosa),* лишайникам (нимфа *Blepharopsis mendica),* листьям *[Choeradodis stall)* или двегам *(Hymenopus biccrnis* и *Gongylus gongyloidei).*

Покровительственная адаптивная радиация у кузнечиков и еаравгчевтдт. Многие прыгающие прямокрылые, как саранчевые *(Acridiidae),* так и кузнечики *(Tettigoniidae),* широко дивергировали

[1] В настоящее время палочники обычно рассматриваются не как семейство, а как подотряд или, чаще, самостоятельный отряд *(Прим. ред)*

в отношении защитно-криптического сходства. Например, некоторые кузнечики поразительно сходны со свежими или мертвыми листьями (как узкими, так и широкими), а также со злаками. Среди саранчевых адаптивная радиация формы и внешнего вида еще более поразительна. Есть здесь короткие, толстотелые виды, например живущий в пустынях *Eremochans insignis* из Алжира, который в стадии нимфы напоминает камень (фото 30, *2).* Хорошей иллюстрацией другого типа, удивительно похожего на высохшую траву, среди которой такие виды живут, может служить окрашенная в соломенный цвет носатая кобылка *(Acrida turrita),* которую я ловил на Маспаломас, на о-ве Гран-Канариа. Я никогда не мог отыскать это насекомое, пока мне не удавалось увидеть его двигающимся. Многие другие виды, наплимер *Prionolopha serrata* с нижней Амазонки и *Acrida sulphunpennis* с нижнего Замбези, напоминают свежую зеленую траву. Третьи, подобно *Cannula linearis,* подражают высохшим стеблям травы. Четвертые, как, например, *Systella rajjlesii* с Суматры, воспроизводят более широкие листья, чаще имитируемые разными видами кузнечиков *(Tettigoniidae).* они чрезвычайно уплощены и листоподобны по внешности. Еще одна группа, включающая в себя такие тонкие, вытянутые формы, как южноамериканская *Cephalocoema lineata,* соперничают с *Phasmidae,* подражая веточкам.

Хотя здесь мы едва коснулись этого вопроса, но сказанного достаточно, чтобы показать, насколько поразительна такая адаптивная дивергенция окраски, формы и функции в пределах одной группы, создающая специализованное криптическое сходство с различными естественными предметами, несъедобными для врагов насекомого или безвредными для его жертв. Сходные явления можно проследить во многих других отрядах и семействах; например, можно проследить покровительственное сходство цикад сем. *Flatidae* с корой, цветами или листвой или цикад сем. *Membracidae*—с шипами, семенами или прилистниками; можно указать на сходство жуков, дневных и ночных бабочек, гусениц, пауков и крабов, змей и гекконов, лягушек и рыб со столь разными предметами, как кораллы, морская трава, водоросли, лианы и лишайники, листья и травы, куски коры и обломки ветвей, почва, семена, цветы, коконы и экскременты, а также и с другими животными.

СПЕЦИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО В МОРЕ

Переходя от воздушной среды к водной, мы находим и в ней сходные явления. Подобно тому, как различные представители наземной и древесной фаун изменены по форме, окраске и инстинктам так, что походят на самые различные предметы, встречающиеся в их обычной среде,— сучки, лианы, кору, почки,

семена, колючки, листья, лишайники и многое другое— также и в море мы находим бесчисленные случаи специализованного сходства. И такое сходство различных морских организмов с галькой, водорослями, морской травой, губками, актиниями, кораллами, морскими лилиями и другими объектами часто достигает удивительного совершенства. Здесь мы имеем возможность привести лишь немногие примеры, отобранные не только потому, что они интересны сами по себе, но и потому, что они иллюстрируют и подтверждают выводы, сделанные на основании аналогичных исследований, проведенных в совершенно иных условиях.

Как и следовало ожидать, мы берем примеры главным образом из фауны прибрежных вод, коралловых рифов или таких специфических местообитаний, как плавающие заросли саргассовых водорослей. Именно эти воды обладают исключительным богатством и разнообразием животной жизни и, в частности, обильны потенциальными моделями для подражания. Мы не можем ожидать от глубоководных форм, что они будут проявлять специализованное сходство с естественными предметами, поскольку и они сами и их окружение невидимы в вечной тьме абиссальной зоны, нарушаемой только неверным светом светящихся организмов. Мы не найдем, как правило, случаев специализованного сходства и среди пелагических форм, проводящих свою жизнь в открытых водах океана, где нет ни субстрата, ни мест для укрытия.

Спегршгизованное сходство" с кишечнополостными. Примеры защитного сходства морских животных хорошо знакомы любому зоологу, изучавшему фауну прибрежных вод. В своей книге «Натуралист в морях Индии» Алькок [21 отмечает много интересных случаев этого рода. Так,например, на ветвистом коралле из группы альционарий *(Spongodes pustulosa* или какой-то очень близкий вид), у которого отдельные полипы имеют яркорозовую окраску, он нашел не менее четырех видов ракообразных — по одному представителю родов *Alpkeus, Galathea, Porcellana,* а также маленького длинноногого краба *Hoplophrysoatesi,* причем все они были окрашены в серовато-белый цвете яркорозовыми пятпами и поэтому оставались невидимыми до тех пор, поьа неподвижно сидели в своем живом убежище. *Pteroeides elegans,* дрзгая альциокария, принадлежащая к другому отряду—*Pennatulacea,* или морских перьев, имеет серый основной цвет с многочисленными мелкими черноватыми кольцами. С этим видом тесно связаны три вида ракообразных, живущие среди его ветвей, и все эти виды, как указывает Алькок, окрашены и разрисованы точно так же, как и живая крепость, в которой они обитают.

Приведенные примеры еще раз иллюстрируют общеизвестное правило конвергентной приспособительной окраски, по которому

разные животные, приспосабливаясь к одинаковой среде, одевают одинаковый покровительственный наряд. Осборном был описан пример, хорошо иллюстрирующий обратную закономерность — что близкие формы по-разному меняют внешность, приспосабливаясь к различным внешним условиям. В этом случае родственные *Gorgonacea,* или «морские веера», играют роль среды-модели [449а]. Близ Бофорта (Сев. Каролина) оранжево-желтый морской веер *(Leptogorgia virgulata),* встречающийся на мелководье, сопровождается брюхоногим моллюском *Ovulum uniplicatum.* Как раковина моллюска, так и складки кожи, которые окружают ее, когда моллюск выползает из раковины, имеют совершенно одинаковый оранжево-желтый цвет. Осборн отмечает, что *Ovulum* чрезвычайно часто попадается совместно с *Leptogorgia,* но никогда не встречается отдельно от нее.

Другой вид *Leptogorgia* обитает на глубине в 20 *м;* он имеет тот же общий вид, но совсем иную окраску, темнорозовую или пурпуровую, испещренную белыми пятнами. При изучении оказалось, что и на нем находит пристанище одна из форм *Ovulum uniplicatum,* Но и здесь моллюск снова оказался окрашенным так, что прекрасно гармонирует со своим хозяином, имея красно-бурую раковину, тогда как окружающие ее складки кожи темнорозового цвета и испещрены белыми точками.

По сравнению со многими другими группами животных моллюски дают сравнительно мало примеров защитного сходства, почему здесь, быть может, уместно упомянуть о брюхоногом *Lamellaria perspicua,* приспособительная окраска которого была описана Жиаром (см. Плато [474]). Живя на гранитных скалах, он имеет серую окраску с белыми, бурыми и черными отметинами. Но если он живет на оболочниках, то он точно воспроизводит окраску своего фона — одноцветно красную на *Leptoclinum fulgidum,* желтую на *L. gelatinosum;* выяснилось, что этот моллюск имитировал также окраску двух других видов, а именно *L. durum* и *L. asperum.*

Среди кишечнополостных, окраска которых имитируется формами, живущими совместно с ними, мы должны также упомянуть актинии и кораллы. Первые, хорошо защищенные от нападения своими стрекательными клетками и несъедобностью, используются в качестве спасительной гавани, а иногда и как место отступления, многими ракообразными и рыбами, вступающими с ним в своеобразное и более или менее интимное содружество.

Некоторые из этих случаев уже рассматривались в разделе, посвященном посторонней предостерегающей окраске, где мы видели, что многие животные, сами по себе относительно беззащитные, пользуются близостью апосематического партнера используя принадлежащие ему средства защиты и предостережения.

В других случаях сама окраска актинии точно имитируется животными, обитающими на ней. Так, на Ьокосовых островах (в Индийском океане) Алькок наблюдал несколько видов креветок, живущих среди щупалец крупного вида актинии, покрытого синими пятнами. Подобно своему живому фону, эти креветки были разрисованы синими пятнами и полосами и оставались незаметными, пока находи шсь под его защитой и покровительством [2], Ясно, что здесь мы видим отношения, очень близкие к насточщ$_{ей}$ покровительственной окраске.

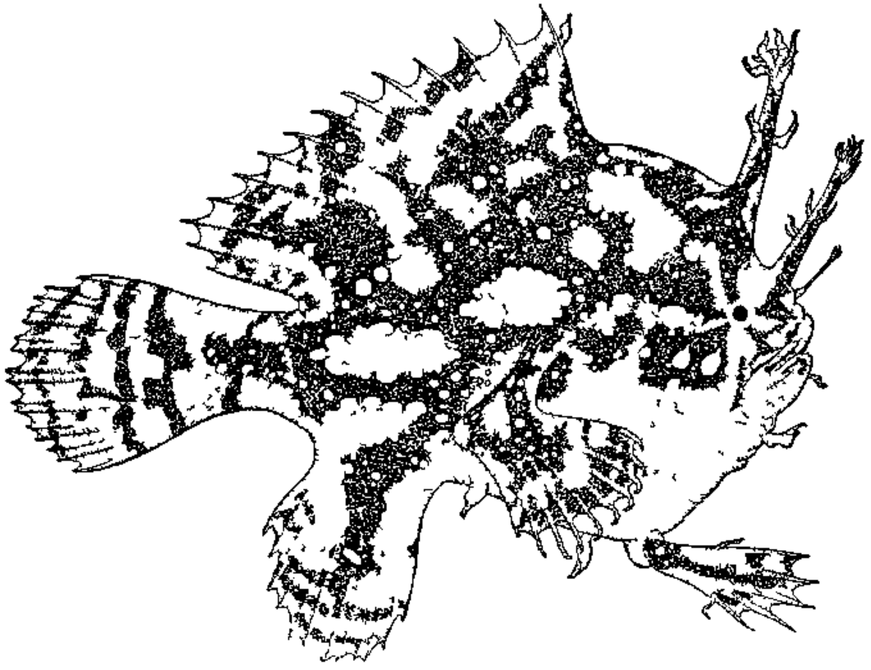


Рис 67 *Antennarius marmoratus*

Живые кораллы, равно как и мертвые веточки кораллов, также имитируются различными животными прибрежной зоны, прежде всего рыбами, живущими среди кораллов. Брюхоногий моллюск *Cypraea pustulata,* встречающийся на кораллах Панамского залива по сообщению Мортенсена, имеет складки кожи, усеянные мелкими ветвистыми выростами, окрашенными совершенно сходно с коралловыми полипами 1417] Алькок нашел у берегов Индии несколько видов мелких камбал, которые, как он указывает, были столь своеобразно ра&нисаны, что их было крайне трудно заметать в ветвях кораллов, среди которых они отдыхали.

О *Samans crisiatus* с побережья Цейлона он пишет, как об «одном из наилучше замаскированных видов... действенность окраски которого не поддается описанию» [2]. Другой прекрасный пример • — это небольшой японский морской ОКjHb, который, по наблюде ниям Дофлейна, связан с кораллом *Astraea,* причем и рыба и ко-ра чч облачены в одинаковое красное с желтым одеяние [185].

Специаиизованное сходство с иглокожими. Поттс [487] "наше! у острова Меррей морскую гиттаю *Comatula parviana,* с которой в качестве комменсалов сожительствовали ич ракообразных

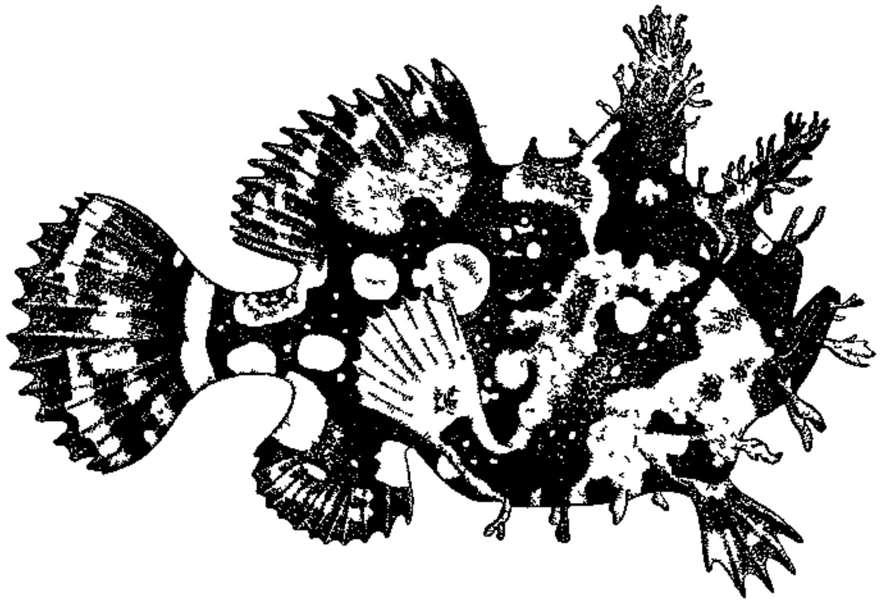


Рис 68 *Pterophryne tumida*

два вида *Alpheidae,* два вида креветок, один вид *Munida,* один вид *Amphipoda* и один вид *Isopoda,* из кольчатых червей —• разные *Myzostomidae* и один вид полихет из группы *Polynoidea,*& кроме того, и некоторые офиуры. В большинстве случаев окраска комменсалов в той или иной степени приближалась к окраске хозяина; в частности, относительно *Alpheidae* Поттс отмечает, что их окраска сильно менялась и в общем соответствовала окраске хозяина, которая тоже была очень изменчива, причем у обоих встречались сходные вариации.

Алькок приводит сходные примеры из Индийского океана. Так, вид *Galathea,* имеющий окраску из фиолетовых и синих полос,

живет на морской лилии, окрашенной точно таким же образом. В другом случае ракообразное с чередующимися желтыми и пурпурными полосами пряталось среди перистых л}чей морской лилии *Actinometra,* расписанной такими же полосами, тогда как в другой местности тот же вид морской лилии был использован в качестве убежища кольчатыми червями, в окраске которых были воспроизведены все те же желтые и пурпуровые полосы их хозяина.

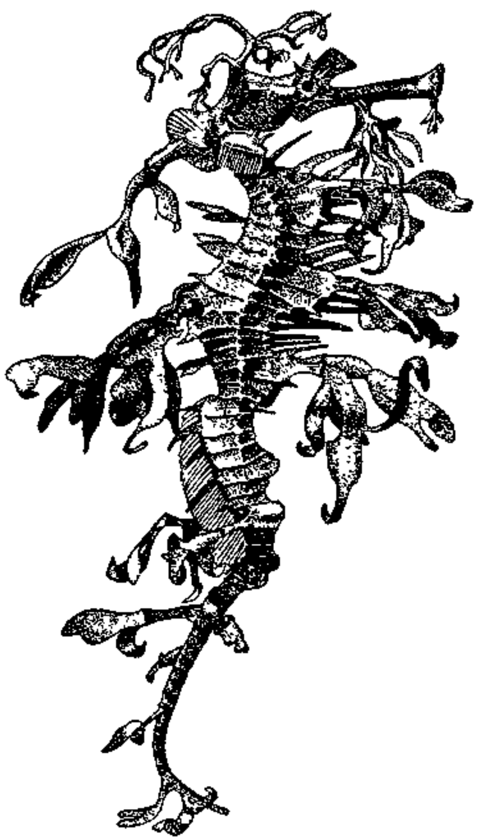


Рис. 69. Лохматый морской конек (*Phyllopteryx eques*).

Специализованное сходство с водорослями. Если листья — обычная модель для специализованных сходств на суше, то в море обычным объектом подражания оказываются морские водоросли. Зеленые, бурые или красные морские водоросли прибрежных вод населены очень богатой и разнообразной фауной, включающей.* много видов, имеющих близкое покровительственное сходство с той определенной водорослью, с [<оторой они связаны. То же справедливо и в отношении пловучих пелагических саргассовых водорослей, чрезвычайно своеобразная фауна которых особенно замечательна высоким процентом более или менее хорошо замаскированных форм; к последним принадлежит, помимо моллюсков, ракообразных и кольчатых червей, ряд мелких рыб, как, например, европейская летучка *{Dactylopteris volitans),* игла-рыба *Syngnathus pelagicus, Antennarius marmoratus* (рис. 67) и *Pterophryne tumida* (рис. 68). Последние два вида—пелагические представители сем. *Antennariidae* — причудливы по форме, украшены мясистыми выростами и похожими на водоросли нитями. Они имеют типичную для саргассовых форм желтую окраску с неправильными бурыми полосами и мелкими белыми пятнами, изображающими организмы, живущие на поверхности водорослей.

Интересным ракообразным, принадлежащим к фауне саргассовых водорослей, является недавно описанная Гэрнеем креветка *Hippolyte aeuminata.* В дополнение к обычному покровительственному одеянию, общему для столь многих представителей фауны водорослей, эта маленькая креветка несет на теле светлые и темные полосы, расположенные так, что животное кажется расчлененным па две части, из которых каждая имеет определенное сходство с пузырьками *Sargassum* [219].

Быть может, наилучшим примером специализованного покровительственного сходства среди похожих на водоросли ракообразных литорали является маленький краб *Huenia proteus,* паниырь которого симулирует по форме и окраске сегмент слоевища водоросли *Halimeda,* с которой этот вид связан.

Еще более своеобразен и специализован так называемый лохматый морской конек ИЛИ тряпичник *(Phyllopteryx eques)* из австралийских вод (рис. 69). Трудно вообразить существо, менее похожее па рыбу, чем этот замечательный морской конек с ого фантастическими контурами тела, разорванными и расчлененными многочисленными нитями, отходящими от головы и хвоста, спины и брюшка, нитями, которые колышутся в окружающей воде и создают чрезвычайное сходство с водорослью. Сами нити, как можно видеть на рисунке, имеют различную форму. Разветвления, имеющие вид очень тонких водорослей, отходят от подбородка и задней части головы. Широкие листообразные пластинки более крупных водорослей симулируются отростками, отходящими от спинной и брюшной поверхностей, тогда как ряды плоских неразветвленных игл, расположенных, главным образом (но не исключительно) на брюшной поверхности, изображают ответвления побегов.

Глава 21

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЕГО ОТНОШЕНИЕ К СПЕЦИАЛИЗОВАННОМУ ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННОМУ СХОДСТВУ

В предшествующих главах этой книги я уже неоднократно подчеркивал важность специализованных инстинктов и приспособительных поз для создания покровительственной и предупреждающей внешности. Если специализованное поведение очень важно для успешности общего покровительственного сходства, то оно оказывается еще более важным, когда от явлений маскировки и демонстрации мы переходим к подражающей окраске. Здесь мы имеем дело с примерами чрезвычайно специализованных внешних обликов. В природных условиях одной окраски и формы еще недостаточно для обмана или маскировки. Чтобы подражание было совершенным, животные должны не только *выглядеть,* но и *действовать* в соответствии со своим обликом. Нам предстоит теперь рассмотреть проблему специализованного сходства с связи со специализованным поведением, которое представляет столь жизненно-важный фактор для маскарада и обмана.

СПЕЦИАЛНЗОВАННОЕ СХОДСТВО, СОЗДАВАЕМОЕ СТАДНЫМ ОБРАЗОМ ЖИЗНИ

В разных группах насекомых инстинкты стадного отдыха или питания обычно связаны с заметными окрасками, действие которых на наблюдателя усиливается в результате скопления особей. Есть, однако, некоторые исключения, при которых стадность оказывает как раз противоположное действие. В этих случаях именно в результате скопления особей они походят на какой-нибудь обычный предмет, например соцветие или помет птицы, и, таким образом, стадность ведет не к демонстрации, а к маскировке.

Я уже писал в предыдущей главе о гусеницах шелкопряда *THloqua obliquissima,* которые, как- наблюдал Карпентер в Уганде, собираются и кормятся на плоской поверхности листа, где именно их скопление создает впечатление пятна помета. Бриндли описала один лесной вид цикадок из рода *Bolbonata* (сем. *Membracidae),* своеобразная биология размножения которого связана с особой формой покровительственного сходства. «Гнездо имеет серповидную форму и сделано из белого воскояодобного вещества, в котором покоятся яйца; на одной веточке строится несколько таких гнезд, образующих скопление. Самка сидит в углублении верхней поверхности

гнезда, которое во много раз больше ее тела. Всю колонию легко принять за проростающие маленькие белые, осыпанные кусочками коры грибы, которые обычны в лесной подстилке» (см. [232]).

Один из наиболее поразительных примеров обманчивого- сходства, обусловленного стадностью, представляют равнокрылые хоботные из рода *Plata;* их инстинкт собираться группами для отдыха на стеблях растений придает им замечательное сходство- с некоторыми цветами. В 1896 г. Грегори опубликовал сообщение о *Flata nigrocincta,* виде, который встречается в двух формах, зеленой и красной; этот вид был найден им в Кибвези, в Британской Восточной Африке. Насекомые скоплялись на стеблях, причем зеленые особи располагались вверху, а красные — внизу, и это расположение очень удачно симулировало соцветия наперстянки или *Tinnaea:* зеленые верхние особи представляли нераскрывшиеся батоны, а красные нижние — цветки [217].

Такое размещение в соответствии с цветом наблюдается очень редко, и обычно цвета располагаются совершенно беспорядочно. Поэтому данные Грегори и егоцветной рисунок этой имитации соцветия привлекли большое внимание и вызвали некоторую критику[1]. Случай, несомненно, столь замечателен, что требует тщательного изучения, хотя наблюдения Грегори и были в 1912 г. в известной мере подтверждены Парсонсом, наблюдавшим близкородственный вид *Phromnia {Flata) superba* в северной Нигерии. Около 30—40 этих насекомых расположились на почти безлистной ветви, обратив головы в одну сторону (кверху), причем «их окраска, зеленая на верху ветви, книзу постепенно переходила в густой серо-голубой цвет, который соответствовал лежащим ниже и распустившимся ранее цветкам». В одном из писем Парсонс сообщает, что- он ошибочно принял скопление насекомых за прекрасное голубое соцветие мотылькового, и только сорвав его, чтобы зарисовать по возвращении в лагерь, он убедился, что был обманут, так как «цветы» роем взлетели вверх!

Хотя такое размещение в соответствии с окраской, повидимому, нельзя считать общим явлением, имеются данные как о стадных инстинктах видов *Flata,* так и о сходстве этих скоплений насекомых с цветками и бутонами. Хайнд обнаружил, что в Британской Восточной Африке разноцветные *Flala nigrocincta* сидят вперемежку на горизонтальных ветвях; но и он и ого жена обнаружили большое внешнее сходство смешанных групп насекомых с цветками и бутонами хорошо им знакомого бобового растения. Они ошибочно» принимали насекомых за цветки, и обратно—цветки за насекомых [2581.

---

[1] Как сообщил дгае Керр, Грегори впоследствии говорил ему, что в- рисунке не соблюдены относительные размеры отдельных насекомых_ Но в остальном Грегори настаивал на правильности рисунка.

Индийский вид *Phromnia (Flata) margineila* наблюдался Иммсом в предгорьях Гималаев, в Кумаоне. Это насекомое, которое также встречается в двух формах —светлозеленой и розовато-желтой, отдыхает компактными группами на сучьях и ветвях лесных деревьев, причем головы всегда обращены в одну сторону. Скопления зеленой формы, по Иммсу, крайне напоминают листья или 1 отовые раскрыться бутоны, тогда как желтые особи выглядят очень похожими на нераскрывшиеся лепестки [280]. У *Siphanta acuta,* австралийского вида *Flatidae,* который был изображен Тилльярдом [625], крылья имеют яркозеленую окраску со светлым жилкованием.

Моя корреспондентка Паркер-Смит недавно прислала мне рисунок голубого вида *Flatidae,* который она наблюдала много лет назад в ботаническом саду в Канди. По определению Грина, зарисованный вид — это *Hansenia glauca,* родственный *Phromnia (Flata) margineila* и, повидимому, эндемичный для Цейлона. Согласно рисунку Паркер-Смит, этот вид сидит тесными группами вдоль стволов некоторых деревьев из рода *Eugenia,* на которых питаются его личинки.

Наблюдения в природе показывают, что одиночные особи *Flata* более заметны для человеческого глаза, чем скопления этих насекомых. Интересно отметить, что их стадность не есть просто пассивное скопление особей, не расселившихся после рождения, так как, по Хайнду, имаго, рассеявшиеся при полете, вскоре начинают снова собираться группами. Этот интересный инстинкт объединения для взаимной защиты имеется также у белых, покрытых воском личинок [258], которые, скопляясь, напоминают группы белых цветов [280].

СПЕЦИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО, УСИЛИВАЕМОЕ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫМИ ДВИЖЕНИЯМИ

Приспособительные позы и поведение, соответствующее внешности и условиям жизни животного, составляют, можно сказать, основу явлений специализованного покровительственногр сходства. Этот вопрос, который имеет большой интерес и значение и представляет широкое поле для дальнейших опытов и наблюдений, в особенности в тропических лесах и прибрежных участках морей, не может быть подробно рассмотрен нами. Здесь мы укажем лишь на некоторые примеры обманчивых движений.

Рассматривая здесь случаи сходства с неподвижными или, во всяком случае, сидячими или пассивно плавающими предметами разного рода (в противоположность активным животным, которые часто служат моделями в случаях настоящей мимикрии), нужно указать, что после формы и окраски важнейшее значение имеют

место отдыха и поза *отдыха.* Иногда, однако, составид ю часть подражания образуют обманчивые движения критического назначения (в отличие от движений предостерегающих или предназначенных для запугивания). Такие движения играют особенно большую роль у различных листообразных форм.

Отмечалось, что полет некоторых криптических бабочек напоминает падение кружащихся увядших листьев. Так, Мортенсен указывает, что,по его впечатлениям,некоторые окрашенные в бурые цвета бабочки из Панамы при полете напоминают падающие листья. Фактически, он часто не мог сказать с уверенностью, смотрит ля он на летящую бабочку или на падающий лист [417]. Сходные наблюдения приводит Пиперс [471].

Однако, несомненно, гораздо более интересны адаптивные движения, проделываемые насекомыми в положении покоя. Листотелка *Phyllium* иногда висит под ветвью или черешком листа, прицепившись только двумя или тремя ногами, и медленно вращает свое тело то в одну, то в другую сторону, напоминая этим движения листа, висящего на ниточке, кружимого ветром и вотвот готового упасть.

Хингстон приводит великолепный пример — нимфу богомола, найденную им на коре дерева в Британской Гвиане. Богомол висел головой вниз, прижавшись грудью к стволу, тогда как листообразное брюшко было iisorHjTO и свисало сверх}'. Хингстон указывает, что в таком положении голова и ноги соответствовали листовому узелку, прямая грудь — черешку, а плоское широкое брюшко с гофрированным краем, окрашенное в серо-зеленый цвет,—• самому листу. «И поза и сходство были весьма своеобразны, но еще большее впечатление производили движения насекомого... Хотя ветер в лесу обычно не так уж силен, но листья не всегда совершенно неподвижны. Как правило, они дрожат, и богомол симулирует эту дрожь с поразительным совершенством. Он все время раскачивает брюшко из стороны в сторону, по движения его неритмичны, иногда слабее, иногда сильнее, совсем так, как колышится лист, иногда приводимый в движение легким дуновением, а иногда и сильным порывом ветра. Насекомое постоянно меняло свои движения. Иногда оно совершало широкие размахи, иногда слегка дрожало, иногда брюшко наполовину поворачивалось, а затем возвращалось в обычное положение».

Движения такого же рода совершают различные листоподобные бабочки, например *Kallima philarchus* с Цейлона, которая обычно отдыхает головой вниз на стволе дерева [90]. Грин [215] наблюдал, что она в этом положении колыхалась из стороны в сторону. Он пишет: «Ее очень легко было принять за опавший лист, при падении запутавшийся в паутине и раскачиваемый ветром».

Сходные явления известны и среди водных животных, подражающих, конечно, не колышимой ветром листве, а листьям

погруженным в воду. Я уже писал в предыдущей главе об имитирующем лист *поведении* небольших рыбок *Monocirrhus polyacanthus* и *Platax teira.* Описывая листообразную внешность последней, Мортенсен указывает: «Уже по внешнему виду было бы нелегко догадаться, что это рыба... но когда видишь эту рыбу в ее естественных условиях, то можно суверенностью сказать, что это }дивительнейший пример защитно! о сходства, не менее прекрасный, чем многие случаи: бабочек, имитирующих мертвые листья. Правда, сходство в форлге и окрасье тела не столь совершенно, как это обычно бывает у бабочек, но зато движения рыбы полностью компенсируют это несовершенство. Сочетание формы, окраски и поведения рыбы маскирует ее так хорошо, что она не отличима от старого листа мангрового дерева, колышащегося от движения воды» [417].

Сходное приспособительное поведение отмечалось Мортенсеном у некоторых молодых рыб из сем. морских окуней *(Serramdae), Monacanthidae* и у одного вида иглобрюхов *(Tetrodon),* напоминающих маленькие кусочки дерева, среди которых они и плавали в Панамском заливе. Эти рыбы обычно пассивно плавают *на боку,* и Мортенсен отмечает, что сходство между молодыми рыбами и кусочками дерева (он зарисовал и то и другое) настолько совершенно, что почти невозможно отличить рыб, пока они не начнут активно плавать [417].

Наконец, я хочу привести здесь наблюдение Бэрроуса [21а], касающееся критических качающихся движений американской выпи *(Botaurus lentiginosus).* Было замечено, как птица опустилась на пруд, заросший кувшинками, а при приближении людей приняла хорошо известную выпрямленною и неподвижную позу. «Когда мы стояли, любуясь птицей, налетевший легкий ветерок погнал мелкие волны по поверхности прежде спокойной воды и стал раскачивать головки рогоза. И тотчас же выль начала раскачиваться из стороны в сторону, причем колеблющееся движение было заметнее всего у шеи, но распространялось и на туловище и даже на ноги. Это движение было столь явственным, что нельзя было его не заметить, а когда ветерок улегся и рогоз перестал качаться, птица стала неподвижной, как прежде, и предоставила нам гадать, не ошиблись ли мы.

Мне показалось, что двигающиеся тени качающегося рогоза могли создать эту иллюзию и что зыбь на воде с ее отраженными бликами дополнили впечатление, но новый порыв легкого ветра позволил нам повторить наблюдение, приняв во внимание обе эти возможности, тем не менее мы вновь пришли к выводу, что движение выпи имело место на самом деле, что это была не игра теней или бликов и даже не колебание оперения под действием ветра... Это повторялось снова и снова, и когда через 10—15 мин. мы вернулись к своей работа, птица все еще стояла почти на том же месте и в той же напряженной позе, хотя незаметными шажками она и передвинулась примерно на метр от своего первоначального места».

СПЕДИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО II СУТОЧНЫЙ ЦИКЛ АКТИВНОСТИ

Теперь нам предстоит рассмотреть категорию фактов, совершенно противоположных по характеру только что изложенным. Мы должны перейти от приспособительных движений к приспособительной неподвижности. В первой части этой книги я обсуждал связь между маскировкой и неподвижностью п не раз имел случай подчеркнуть значение неподвижности как составной и притом очень существенной части маскировки. Нужно помнить, что движения, описанные в предыдущем разделе, это движения очень специализованного типа, движения, так сказать, не животного, а растения, на которое животное столь близко походит. В силу этого, такие движения, несомненно, помогают обману.

Но при обычных движениях насекомых и других животных, когда они кормятся или передвигаются с места на место, положение вещей совершенно меняется. Когда производятся такие движения, все меры маскировки или обмана обречены на неудачу. В этих случаях ни гармонирующая со средой окраска, ни скрадывание тени, ни нарушение формы, ни все это вместе взятое не могут серьезно помешать бдительному глазу обнаружить животное. *По сравнению с неподвижностью покровительственная окраска относительно маловажна, но в сочетании с неподвижностью она чрезвычайно важна.*

Вообще говоря, животные, маскирующиеся путем специализованного покровительственного сходства, ведут сумеречный или ночной образ жизни, как, например, общеизвестные палочкообразные гусеницы пядениц, бесчисленные критические ночные бабочки и множество других форм. С другой стороны, виды, специализованное покровительственное сходство которых несет в основном не защитную, а агрессивную функцию, часто, а может быть, и обычно, относятся к животным, питающимся днем. Это, несомненно, правильно в отношении, например, таких животных, как критические богомолы и лианоподобные змеи, о которых мы недавно упоминали. Но и для агрессивно-криптических, как и для защитно-криптических форм, характерно, что они могут на длительные периоды оставаться совершенно неподвижными, так что и охотники и дичь извлекают из своей критической внешности все, что только можно.

Более того, нередко хорошо замаскированное животное инстинктивно прекращает всякое движение при внезапной опасности или при появлении врага или незнакомца. Можно

напомнить, что так поступает *Podargus,* похожий на кору белоног из Австралии. В качестве другого поразительного примера этого явления можно привести маленького короткохвостого лесного хамелеона *Rhampholeon bonlengeri* из тропических лесов Итури в Бельгийском Конго. Этот вид, как уже отмечалось, очень похож на мертвый лист и может часами оставаться неподвижным [558].

Другой вопрос, представляющий значительный интерес, касается периодов активности некоторых частично дневных форм» Имеются данные, показывающие, что многие тропические крпптические насекомые активны среди дня когда птицы и другие враги относительно мало активны. Так, Аннандаль [6] обнаружил, что палочник *Lonchodes* был подвижен лишь в самое жаркое, полуденное время и что большинство малайских палочников проявляли максимальную активность в середине дня, имея склонность оставаться неподвижными ранним утром и под вечер, когда их враги наиболее активны. В местности, где несколько видов палочников были обычны и легко обнаруживались в другое время, их невозможно было найти рано утром или в конце дня. В течение шести месяцев своего пребывания в южном Сиаме Аннандаль ни разу не нашел ни одного экземпляра в конце дня, а единственная особь, замеченная рано утром, «...сидела на стебле злака, неподвижно вытянув передние ноги перед головой и тесно прижав две другиепары ног к телу... своеобразный парный отросток на кончике брюшка, характерный для рода *Myronides,* к которому принадлежала эта особь, охватывал стебель злака, скрывая тем самым границу между животным и растением... Палочник остался абсолютно неподвижным, когда стебель сорвали».

СПЕЦИАЛИЗОВАИНОЕ СХОДСТВО И МЕСТО ОТДЫХА

Необходимо помнить, что такие животные в естественных' условиях, как правило, связаны с предметами, которые они напоминают. Несомненно, нетрудно указать на исключения, но, вообще говоря, связь между подражателем и моделью очень тесна, идет ли речь об определенном виде в целом или об отдельных особях. Еще более показательно, что соответствие среде особенно близко там, где миметическое сходство наиболее совершенно, как, например, у разных гусениц, питающихся и живущих на лишайниках, которые они столь хорошо воспроизводят, или у замечательной и разнообразной фауны, столь тесно связанной с саргассовыми водорослями. В таких случаях животные обычно не встречаются вне среды, которой они подражают.

Некоторые замечательные случаи подобного рода известны среди морских моллюсков. Например, голожаберный моллюск

Archidoris tuberculata очень сходен по цвету со своей обычной пищей — обыкновенной прибрежной губкой *Halickondria panicea.* Сходство усиливается слоем кожных спикул, имеющихся у моллюска, и, как указывает Гарстанг, враг вдвойне обманывается сходством, которое и на глаз и на ощупь свидетельствует об *уже* установленной на опыте несъедобности. Другой голожаберный моллюск *Tritonia plebeja* имеет оранжево-розовую окраску и питается полипом *Alcyonium digitatum,* с которым крайне сходен по форме и окраске [206].

Archidoris fohnstoni, кремово-белый голожаберный моллюск, по описанию Гарстанга, чрезвычайно близко напоминает небольшой кусок губки *Halichonaria panicea* var. *papillaris.* Это сходство, зависящее в такой же мере от позы, как и от окраски, повышается благодаря наполовину втянутым перистым жабрам, которые образуют ажурный конус, точно воспроизводящий osculum губки [201]. Этот же автор приводит аналогичный пример другого вида *Aeolis papillosa,* напоминающего актинию *Sagartia parasitica,* причем «дорзальные бугорки *Aeolis* соответствуют щупальцам актинии».

Другой очень интересный пример того же рода, описанный Гарстангом [202], представляет скрытожаберный моллюск — морской заяц *Aplysia punctata,* окраска которого сильно меняется с возрастом. Молодые особи имеют яркую розово-красную окраску, взрослые — оливково-?еленую. Молодые особи, находившиеся под наблюдением, первоначально имели розово-красную окраску, точно соответствующую водоросли *Delesseria sanguinea;* пройдя месяцем позже буровато-красную стадию, по окраске соответствующую *Iridaea edulis,* они приобрели затем насыщенный красно-бурый цвет и наконец стали оливково-бурыми, цвета литоральных *Laminaria* и *Fucus.* В экспериментальных условиях в лаборатории изменения оказались связаны с ростом *в однообразных условиях среды.* В природе «*Aplysia,* по мере своего роста мигрирующая из глубоких вод к берегу, проходит через водоросли, окрашенные сначала в красный, затем в бурый и наконец в оливково-зеленый цвет», и именно такова, как указывает Гарстанг, последовательность изменений ее собственной окраски.

Это соответствие между окраской животного и его стацией не только пассивно. Имеются данные, во всяком случае для некоторых видов, о наличии адаптивных инстинктов и реакций бегства, побуждающих этих животных выбирать для отдыха подходящий фон. Например, североамериканское прямокрылое *Trimerotropis saxatilis,* которое, по Фольсому, встречается лишь на поверхности скал, сидя на лишайнике прекрасно камуфлировано расчленяющим рисунком желтых, черных и зеленых тонов, сходным по действенности с нарядами многих других лишайнико-

подобных животных. Фольсом пишет, что там, где это саранчевое встречается среди покрытых лишайником скал, например в южном Иллинойсе, оно не скачет куда попало, «но обычно прыгает с одного пятна лишайника на другое» [178].

Суиннертон наблюдал у бабочек из рода *Charaxes* тщательный выбор для ночного, а иногда и для кратковременного отдыха, места, гармонирующего с защитно-криптической окраской нижней стороны крыльев. Нижняя сторона крыльев *Charaxes candiope* хорошо гармонирует с сухими листьями, в особенности с листьями ее кормового растения *Croton sylvaticus.* В их нормальном положении, тесно прижавшись телом и ногами к ветке, к которой они прицепились, и направив крылья книзу, этот и родственные ему виды выглядят изумительно сходными с высохшими листьями [610]. Лонгстафф тоже приводит примеры бабочек, которые, садясь, выбирают фон, подходящий к их собственной окраске [353].

Аналогичный пример и.* совершенно иной группы животных и резко отличающихся условий среды приводит Мает, показавший, что камбалы выбирают фон, который подходит к их окраске [398].

Поразительный пример инстинкта дан Алькоком, который следующим образом описывает рыбу с Андаманских о-вов: «Почти под каждой скалой... вы можете найти морского окуня *Epinephelus hexagonatus,* окраска которого, состоящая из близко расположенных темных шестиугольных пятен, имеет определенное сходство с поверхностью коралла из группы *Astraeidae;* рыбу невозможно заставить уйти из-под защиты скалы, так что крупный экземпляр, которого Прейн и я ранили, а затем успешно вытащили, пошел прямо навстречу своей судьбе, оставшись в коралловой трещине, тогда как он мог беспрепятственно уйти в открытое море, где мы не смогли бы его настигнуть» [2].

Креветка *Hippolyte,* способность которой менять окраску была всесторонне изучена в интересном исследовании Гембля и Кибля [199], также обладает способностью выбирать места для отдыха среди различно окрашенных водорослей, предпочитая красные или зеленые водоросли, соответствующие ее индивидуальным требованиям.

В качествепоследнегопримера можно упомянуть опыты Гарстанга [202], показавшего, что зеленый голожаберный моллюск *Hermaea dendritica* избегает красных водорослей, на которых он бросался бы в глаза, предпочитая зеленые водоросли, среди которых он незаметен. Особи, содержавшиеся в течение двух недель под наблюдением в воде с зелеными *{Enteromorpka, VIva* и *Bryopsis)* и красными *(Antithamnion, Rhodymenia* и *S'pondylothamnion)* водорослями, сидели только на зеленых водорослях, особенно на *Bryopsis,* но только не на красных.

СПЕЦИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО И ПОЗА ПОКОЯ

Паультон приводит много прекрасных примеров защитно-криптического поведения, поз и внешности палочкообразных гусениц пядениц [496, 506]. Хотя эти гусеницы и являются, несомненно, одним из наиболее совершенных известных примеров специализованного покровительственного сходства, ограниченность места не позволяет нам рассмотреть их здесь; мы надеемся, что тот или иной вид этих гусениц знаком почти каждому. Надо отметить мимоходом, что сходство с веточкой кормового растения часто поразительно точно. Например, иногда голова гусеницы «имеет вместо нормальной формы очертания, сходные с концом веточки» [496], а тело несет горбы, выросты и другие признаки, которые, сочетаясь с покровительственной окраской и скульптурой поверхности, создают обманчивый эффект. Отметим также, что гусеницы питаются ночью или в сумерках, днем обычно оставаясь неподвижными по целым часам, в позах, точно симулирующих расположение настоящих веточек, причем их тело находится под некоторым углом к опоре. При этом такие позы, требующие затраты значительной мышечной энергии в течение долгих периодов неподвижности, часто делаются осуществимыми с помощью нитей, которые поддерживают переднюю часть тела, тогда "как задний конец во многих случаях кажется частью ветви, которую он охватывает (см. гл. 6).

Весьма сходна — в совершенно другой группе животных — защитно-криптическая поза, часто принимаемая мелкими покрытожаберными моллюсками, живущими среди водорослей и похожими на них, например морским зайцем *Aplysia punctata.* Гарстанг наблюдал, что они сидят, прикрепившись задней частью «ноги», вытянув тело и воспроизводя с помощью своих щупалец и плевроподий (последние обычно сжаты или свернуты) оборванные веточки водорослей. В этом положении они могут часами оставаться неподвижными [202].

Специализованные критические позы принимают также многие листообразные или водорослеобразные рыбы. Образ жизни *Monocirrhus* и *Platax,* сходство которых с листом в такой же мере создается поведением, как и строением, уже был описан. Некоторые виды, живущие среди зарослей морской травы *Zostera marina,* принимают такое положение, что становятся сходными с зелеными стеблями, которым они подражают. Интересный пример инстинктивной ориентации представляет маленький спинорог *Monacanthus,* который плавает в горизонтальном положении, но, достигнув пучка травы, поворачивается головой вниз и закрепляется в вертикальном положении своим ртомприбоской [37]. В этой позе его вытянутое коническое тело

крапчатой зеленой окраски оказывается хорошо камуфлированным на фоне окружающей среды. Интересно отметить, что сходного результата достигают противоположным способом некоторые иглы-рыбы *(Syngnathus),* нередко отдыхающие среди *Zostera* в вертикальном положении, но головой вверх. Напомним кстати, что такой образ действия весьма сходен с поведением различных бабочек, которые, садясь на ствол дерева, принимают положение, направленное под прямым углом к обычному для членов их группы (см. гл. 5).

Киннир привлек мое внимание к описанию критического поведения и внешнего вида южноамериканского серого козодоя *Nyctibius griseus,* замечательная покровительственная поза и поведение которого на гнезде побудили Гельди причислить его к наиболее интересным фактам, известным в области зоологии [209]. Эта удивительная птица обычно выбирает в качестве места для откладки яиц верхушку вертикально стоящего пня с небольшим углублением, как раз достаточным для того, чтобы в нем поместились яйца. Два гнезда, описанные Мюиром и Бутлером [429], находились почти в одинаковом положении на пнях хлебного дерева *(Artocarpus incisa).* В обоих случаях от избранного для гнезда пня отходила новая крупная ветвь как раз под местом перелома, и в обоих случаях птицы сидели, повернувшись к этой ветви так, что при рассматривании сзади они совпадали и сливались с серым стволом.

Позднее Белчер и Смукер [41] сообщили, что этот вид гнездится также на бамбуке, на верхушках обломанных стволов диаметром 4—5 *см,* на высоте 12—15 *м* над землей. Во всех случаях насиживающая птица сидит на яйцах выпрямившись, в совершенно не птичьей позе. Таким образом, поза, окраска, вытянутое застывшее положение, с хвостом, тесно прижатым к боковой поверхности пня, почти закрытые глаза, полная неподвижность — все это чудесным образом превращает птицу в продолжение ствола, независимо от того, под каким углом ее разглядывают. Бутлер указывает, что эта птица, невидимому, всегда отдыхает днем на пне в той же криптической позе, которую она принимает для маскировки насиживания.

Чрезвычайно интересно сравнить с этим способ гнездования исполинского белонога *{Podargus strigoides).* В этом случае сходный результат достигается совершенно иным путем. Гнезда этого вида были описаны Меллором (см. Метьюс [401]), который отметил, что гнездо помещается ев развилке расходящихся гс-р гаонтально ветвей. Это позволяет птице сидеть на гнезде, полежив хвост вдоль ветви и выставив головз' между ветвями, откуда она может видеть все происходящее внизу. Она сидит распластавшись на гнезде, а ее голова с пучком щетинок над клювом придает птице вид куска сухого дерева... В этом положении она кажется

безжизненной и улетает лишь тогда, когда наблюдатель вскарабкается по дереву почти к самому гнезду».

Интересно отметить, что эти своеобразные приспособительные изменения строения и инстинкта сходны с рядом более мелких, но более точных приспособлений веточкообразных гусениц пядениц. Не поучительно ли, что в двух группах животных, столь не сходных по положению в системе, строению и образу жизни, как птицы н гусеницы, развился почти одинаковый способ маскировки, притом с помощью ряда совершенно аналогичных приспособлений? В обеих группах имеет место весьма совершенное сочетание действия специализованной покровительственной окраски, выпрямленных приспособительных поз, инстинктивной неподвижности и ночного образа жизни. В результате был выбран наилучший при данных обстоятельствах путь, а именно подражание той части растения, на которой животное находится днем.

Связь между приспособительным поведением и защитно-криптической внешностью наблюдается в самых разных группах животных; оно превосходно иллюстрируется положениями, в которых различные саранчевые держат свои ноги и усики. Приводя несколько примеров, я для краткости буду говорить лишь об усиках. У *Omnra congrua,* палочкообразного вида из Британской Гвианы, обманчивое сходство с палочкой усиливается положением усиков, которые у покоящегося насекомого *вытянуты вперед и плотно прижаты друг к другу,* продолжая таким образом вперед линейные контуры «палочки». Носатая кобылка *Acrida turrita,* замечательный желто-бурый вид, совершенно сходна с сухой травой, на которой я нашел ее на Канарских островах. У этого саранчевого усики *выпрямлены, но расходятся под углом,* чао в точности придает им вид молодых листиков на конце побега, сходство с которыми усиливается уплощенно-конусообразной формой усиков, как можно видеть на фото 30, *1.*

Eremocharis insignis на своих бескрылых нимфальных стадиях — короткий, плотно сложенный вид, очень похожий по цвету и форме на шероховатый, выветрившийся обломок камня. Возникает интересный вопрос, что может это насекомое сделать со своими усиками? Ясно, что здесь неприменимы ни палочкообразные, ни листовидные придатки и что любой отросток, отходящий от «камня», будет способствовать обнаружению насекомого. Однако эта трудность преодолена инстинктивной реакцией. Нормально усики вытянуты, но, когда насекомое находится в опасности, эти предательские органы *немедленно опускаются и плотно прижимаются к голове,* где они сразу становятся незаметными, походя на частицу имитируемого камня.

Другая группа, обладающая самыми разнообразными и замечательными покровительственными средствами,— это пауки.

Вообще говоря, пауки — относительно беззащитные существа, активно отыскиваемые в качестве пищи бесчисленным множеством врагов, как беспозвоночных, так и позвоночных. Их безжалостно преследуют различные охотничьи осы *(Sphegidae* и *Pompilidae)*, а также наездники. За ними охотятся ктыри, стрекозы и жуки-скакуны. Их пожирает множество мелких насекомоядных позвоночных, в том числе лягушки, жабы и квакши, саламандры и ящерицы, обезьяны и землеройки, а в особенности птицы. Поэтому вряд ли можно удивляться, что у пауков развились типы окрасок, поз и поведения, которые в сочетании с их формой и местообитаниями создали различными путями удивительные и разнообразные типы обманчивого сходства как со сплетенными ими паутинами, так и с их естественной средой — корой, листьями или ветвями.

Бесчисленные примеры можно найти в работах Пекхема [463], Хингстона [261, 265], Мак Кука [381] и других авторов, изучавших эту группу. Здесь мы можем мимоходом упомянуть лишь один или два случая. Например, стройно сложенные пауки обычно располагают свои удлиненные тела и ноги вдоль стволов растений, становясь таким путем совершенно незаметными. *Tetragnatha extensa,* имеющая длинное узкое цилиндрическое тело, окрашенное в зеленый, желтый и серый цвета, сидит на стебле, вытянувшись во всю длину, прямолинейно вытянув первую и вторую пары ног вперед, а третью и четвертую пары назад. Хингстон описал, как эти пауки, будучи потревожены, убегают из своей паутины, чтобы принять критическую позу. Пекхем также наблюдал *T. grallator,* убегающего с паутины на ветку, где паук и вытянулся, приняв характерную для этого рода позу.

СПЕЦИАЛИЗОВАННОЕ СХОДСТВО СО СПЕЦИАЛЬНО УСТРОЕННЫМ ФОНОМ

Наибольший интерес в это51 разделе представляют некоторые пауки, поведение которых было тщательно изучено Хингстоном [265]. Многие пауки, обычно сидящие в центре своей колесовидной сети, устраивают и демонстрируют искусственное обрамление или фон, с которым они либо сливаются, либо становятся незаметны на нем. Специализованные окраски, специализованное строение, сиециализованные позы и специализованные инстинкты сочетаются, создавая наиболее эффективный тип маскировки. Принципы и способы устройства такого фона чрезвычайно разнообразны. Фон может состоять из остатков насекомых или растений, из паутины, из насекомых, оплетенных паутиной, из смеси паутиныи остатков насекомых, *m* кусочков коры или из лицевых коконов самого владельца. Иногда он образует крутлын ковер в центре паутины или скопление пакетиков с насекомыми,

шнурок из катышков либо поперечную или продольную полосу или нить.

Здесь я хочу привлечь внимание к одному факту, а именно к замечательной связи окраски этого фона с окраской паука, соорудившего его. Серо-бурая *Cyclosa tapetifaciens* из Британской Гвианы сооружает в середине своей паутины плоский серо-бурый ковер, состоящий из мелких насекомых и кусочков растений. *Argiope filiargentata,* небольшой чистобелый вид с Тринидада, вплетает на том же месте очень заметную чистобелую полосу из зигзагообразно идущих нитей. У *Cyclosa globulifaciens,* крапчатого серо-бурого вида, найденного на реке Эссеквибо, сходно окрашенный искусственный фон состоит из гроздей пакетиков с мертвыми насекомыми, завернутыми в паутину. Вид *Azilia* из Британской Гвианы-, более темный по окраске, изготовляет свою несколько сходную маскировочную сеть из кусочков коры и лишайника, соскобленных с дерева, причем их бурый цвет точно гармонирует с окраской паука. *Cyclosa caroli* из Тринидада и Британской Гвианы, серо-бурый вид с примесью желтых тонов, сооружает шелковую ленту с вплетенными в нее остатками насекомых, и Хингстон указывает, что паук имеет совершенно такую же окраску, как и лента. У другой особи этого же вида найденной в период размножения, лента была заменена яйцевым коконом, идентичным по цвету своему владельцу. *Cyclosa caudata,* родственный вид, описанный Мак Куком из США, серовато-белого цвета и испещрен мелкими черными пятнышками. Этот паук, как и предыдущий, укрепляет в паутине шнурок из беловатых коконов, и в этом случае, как указывает Хингстон, черные отметины, необходимые для полноты сходства с пауком, устраиваются путем прикрепления кусочков насекомых к белому шелку. У *Cyrtophora bifurcata,* другого американского вида, вплетающего свои коконы в паутину, они темнозеленого цвета, и паук, тоже зеленый, «выглядит как кокон на конце шнурка». Эти случаи тем более замечательны, что пауки, как правило, не походят на свои коконы, и только пауки, подвешивающие коконы к паутине, обладают близким сходством с ними.

В качестве следующего примера, когда сходные результаты достигаются совершенно различными методами, нужно привести один изготавливающий паутинные шарики вид из лесов Британской Гвианы, описанный Хингстоном. *Cyclosa tremula,* в отличие от большинства видов, делающих шарики, по окраске не сходен со своими шариками. Это маленький заметный, черный с белым, вид. «Резкое различие в окраске паука и шарика, хотя на первый взгляд и противоречащее принципу покровительственной окраски, оказалось исключением, подтверждающим правило. Паук — черный с белым, а шарики — бурые. Но едва только я тронул лист, к котором *г* была прикреплена паутина, паук преобразился. Он

немного приподнялся над паутиной и начал чрезвычайно быстро и мелко дрожать всем телом, что сразу привело к изменению его цвета. В результате быстрой вибрации черные и белые пятна на теле паука слились для глаза, и паук стал казаться бурым, точно такого же цвета, как и шарики. Мы видим, таким образом, великолепную иллюстрацию того, что паук не только изготовляет специальное маскировочное приспособление, но и изменяет посредством движения свою окраску так, чтобы слиться с этим искусственным приспособлением».

Важнейшим фактором создания необходимого оптического стушевывания является поза, принимаемая пауком. У *Aйатпеч gracillima,* наблюдавшегося этим же автором в Британской Гвиане, тело чрезвычайно тонкое. Этот паук имеет обыкновение подвешивать свой шелковый кокон, тоже очень длинный, узкий и цп линдрический, под веткой, и, располагая тело вдоль кокона, занимает место у его нижнего конца. «Паук и кокон,— пишет Хингстон,— сливаются в единое образование, которое каждый примет за кусочек тонкой прямой палочки. Паук вытягивает две передние пары ног вдоль кокона, третья пара их охватывает конец кокона, четвертая пара идет прямолинейно назад вдоль боков брюшка и охватывает нить, служащую для прикрепления. Все это способствует созданию палочковидной внешности. Вдобавок, паук держит свое тело выпрямленным, а ноги вытягивает вперед и назад вдоль тела. Паук очень неохотно меняет это положение. Когда я согнал его с кокона он через пять минут вернулся обратно, снова спустился к нижнему концу кокона и вновь принял палочковидное положение» [265].

Наконец, вот что Хингстон пишет о буром, похожем на мертвый лист пауке *Labdacus prolatus,* образ жизни которого он изучал в Британско'й Гвиане. «Паук нашел сухой лист, сложил его продольно и скрепил края шелком, а затем подвесил его с помощью восьми нитей, прикрепленных к верхнему концу. Лист повис вертикально и свободно раскачивался во всех направлениях. Паук уселся на этот подвешенный лист, прижав к нему свое тело, вытянув две передние пары ног прямо вперез, а задние — назад. В результате паук превратился в простую складку мертвого листа, почти невидимую на его фоне. Лист был чуть длиннее самого пауьа, сидевшего на нем совершенно неподвижно. При тревоге паук не пытался убежать, наоборот, он еще плотнее прижимался к листу и оставался совершенно неподвижным. Он вел себя так, как будто понимал, что неподвижность и слияние с окружающим фоном — его лучшая защита» [2651.

Интересно сопоставить с этим некоторых покровительственно окрашенных гусениц, у ьоторых внешность, способ питания и положение покоя в сочетании создают своеобразное приспособление, которое по впечатлению противоположно обычному, а именно,

вместо уподобления животного среде — среда уподобляется животному. Много лет назад Вильгельм Мюллер описал замечательную южноамериканскую гусеницу, принадлежащую к роду *Anaea,* которая объедает лист своего кормового растения так, что оставляет несъеденнышг несколько грубых моделей самой себя, прикрепленных одним-двумя волокнами к средней жилке. Затем гусеница занимает место на средней жилке, рядом с этими моделями. Обманчивый эффект еще более замечателен вследствие окраски гусеницы, зеленой сверху и темной снизу, и располагающейся так, что зеленый цвет соприкасается местами со средней жилкой, тогда как прерывистые темные пятна сливаются с темным фоном. Таким образом, заметна лишь зеленая часть гусеницы, и эта часть воспроизводит один из остатков листа, еще прикрепленный двумя узкими волокнами к средней жилке.

Хингстон [265] в лесах Британской Гвианы встретил гусеницу со сходным поведением, причем некоторые особенности его представляют большой интерес. Эта гусеница, принадлежащая к роду *Siderone,* была найдена в самых тенистых частях леса на длиннолистном растении из рода *Pithecollobium.* Хингстон указывает, что, объев среднюю жилку на протяжении приблизительно трети ее длины от вершинного конца, гусеница срезала пять маленьких кусочков листа и прикрепила их к листу несколькими шелковыми нитями. Они имели примерно размеры гусеницы, были по виду зелеными и свежими и, несомненно, были отрезаны лишь недавно. Этот прием помогал гусенице оставаться незаметной, так как сама она имела ту же окраску, что и кусочки листа, и сидела также на средней жилке. Впоследствии Хингстону встретился более взрослый экземпляр этой гусеницы, сидевший, как и прежний, около конца объеденной ею средней жилки. но этот лист был объеден сильнее; кусочки, прикрепленные к средней жилке, высохли и имели бурую окраску, а сама гусеница сменила свежие зеленые краски своей ранней стадии на густой бурый цвет, совершенно сходный с цветом ее измененного окружения.

Глава 22

ИСКУССТВЕННАЯ МАСКИРОВКА

Незаметность часто достигается и совершенно иным способом, а именно путем использования посторонних предметов для прикрытия. Некоторые животные маскируются в наряды, заимствованные ими из окружающей среды. Сидячие виды используют для этого материалы, находящиеся поблизости от них, тогда как подвижные время от времени инстинктивно, «переодеваются», используя более разнообразный гардероб. Некоторые сооружают укрытия, в которых они живут, или занимают готовые укрытия из числа находящихся в их окружении.

Здесь мы видим много прекрасных примеров критической внешности, созданных высоко специализованным *поведением* и целиком зависящих от него. Такие инстинктивные реакции, в силу которых животные либо прикрывают себя посторонними материалами, пока не замаскируются полностью, либо устраивают критические или защитные убежища, в которых они живут, вряд ли можно объяснить чем-нибудь иным, кроме необходимости укрыться от глаз врагов, или жертв.

Эти явления также хорошо показывают, что различные функции покровительственной окраски связаны друг с другом рядом переходов. Так, многим животным использование постороннего материала дает возможность маскироваться от врага, другим облегчает устройство засады или незаметное приближение к жертве, а третьим дает возможность привлечения или приманивания добычи.

В то время как в типичных случаях инстинкты «переодевания» и устройства убежищ ясно связаны с упомянутыми выше функциями маскировки, многие другие случаи, как мы увидим, демон стрируют все стадии переходов к иным, резко отличающимся методам защиты, к заимствованию защитных средств у апосематических партнеров, к использованию укрепленных убежищ, а также к инстинкту закапывания.

Среди насекомых этот инстинкт широко распространен. Он не только встречается во многих семействах, принадлежащих к нескольким различным отрядам, но может проявляться на стадиях личинки, куколки или имаго или даже на всех трех стадиях. Хингстон [265] описал много великолепных примеров из разных групп. Один из них —• хищная личинка сетчатокрылого из рода *Hemerobim;* она живет среди мха на коре лесных деревьев в Британской Гвиане. Хингстон пишет: «Личинка была совсем

спрятана, будучи покрыта холмиком мха, вероятно, в 50—100 раз крупнее самой личинки. Из-под края холмика выступали лишь кончики передних ног и вершины заостренных челюстей. В других сллчаях она покрывала себя лишайником... Один холмик, встреченный мною, был совсем круглым; он был сделан из мелких кусочков лишайника и... представлял собой точную копию круглых пятен лишайника, столь обычных на деревьях». Личинка златоглазки *(Chrysopa),* другого хищного сетчатокрылого, одевается в останки мертвых муравьев, и если их удалить, насекомое снова инстинктивно покрывает себя ими. Этот же автор обнаружил, что хищный клоп *Acantkaspis* имеет обыкновение насыпать на свою спину кусочки высохших насекомых. Скрытый таким образом, он, без сомнения, легче может приблизиться к жертве и застать ее врасплох.

Многие жуки также применяют криптические средства для защитных целей. *Choetophorus cretiferus* выбеливает себя мелом, *Limnius aeneus* покрывает себя песком [265]. Британский *Georyssus pygmaeus,* встречающийся по берегам рек, обычно покрывает себя толстой коркой ила и становится совершенно скрытым от наблюдения. Прекрасным примером является найденный автором в Южной Африке жук *Eurychora modesta,* широкая плоская спина которого густо покрыта катышками глины так, что жука совершенно нельзя узнать, пока он не начнет двигаться. Хинтон сообщил мне, что некоторые орибатоидные клещи, например *Damaeus geniculatus,* также покрывают свою спину глиной.

Многие морские животные маскируются с помощью водорослей, губок, кишечнополостных, оболочников или каких-либо других материалов. Диксон [151] описал такой образ действий у встречающегося в европейских морях краба *Hyas araneus,* который маскируется очень тщательно. Диксон указывает, что, перейдя в новую среду, этот краб быстро переряжается в новую личину, соответствующую изменившимся условиям. Три краба, при поимке одетые одинаково—короткими морскими водорослями,— были помещены: один — среди камней, покрытых гидроидами *Sertularia abietina* и *Hydrallmania falcata,* другой —среди маленьких раковин и мелкого гравия, а третий — среди морских лилий *Antedon rosaceus.* «К утру — пишет Диксон,— каждый из них оделся нод цвет среды. Первый, помещенный среди гидроидов, украсился густой зарослью *Sertularia abietina* на спине и более тонкими ветвями *Hydrallmania falcata* на ногах... Второй, помещенный среди мелких ракушек и гравия, покрыл себя этим материалом, а третий, помещенный в общество морских лилий, обломал их щупальцы и укрепил их на спине, используя усики для укрытия ног».

Тщательность, с ьоторой производится одевание, допускает лишь одно объяснение — необходимость маскировки. Вот как

описывает Бэтсон этот процесс у *Stenorhynchus* и *Inachus.* «Краб берет кусок водоросли своими клешнями, не откусывая и не отгрызая его, а аккуратно отрывая так, как человек руками отрывает бумагу. Затехм он кладет один конец его в рот и, пожевав, вероятно, чтобы размягчить, вынимает его клешнями и трет, прижимая к голове или ногам, пока кусок не зацепится о своеобразно загнутые волоски, покрывающие эти части тела. Если кусок водоросли не прицепится к волоскам, краб сует его обратно в рот и снова жует. Все действия очень целесообразны и напоминают человеческие. Подобным образом используются многие гидроиды, губки, мшэнки и водоросли разных родов и окрасок, причем все эти материалы почти всегда размещаются симметрично на соответствующих частях тела, а особенно длинные куски, напоминающие перо, укрепляются на голове и торчат над ней» [25]. Бэтсон далее отмечает, что если *Stenorhynchus* очистить, то он «.*немедленно* начнет одеваться снова, с той же заботливостью и тщательностью, что и раньше*.

Этот инстинкт имеет аналогию среди гусениц чешуекрылых. Шелфорд описал гусеницу пяденицы с Борнео, украшающую себя цветочными бутонами, насаживаемыми на щетинистые выступы ее тела. Сходным образом гусеница европейской пяденицы *Euchloris pustulata* сооружает маскировочную ширму, укрепляя кусочки листа кормового растения на крючковатых щетинках на своем тело. Она это делает сразу же после вылупления из яйца (в июле), тогда как после зимовки она наряжается в причудливое платье из чешуи.почек дуба [583].

ПЕРЕХОД ОТ ИСКУССТВЕННОЙ МАСКИРОВКИ К СИМБИОТИЧЕСКОЙ ПРЕДОСТЕРЕГАЮЩЕЙ ОКРАСКЕ

Пример высоко специализоваипой искусственной маскировки представляет маленькая индийская рыба *Minous inermis.* Она принадлежит к скорпеновым — семейству, состоящему главным образом из видов, ведущих более или менее скрытое существование среди кораллов или камней, где они ползают по дну моря или прячутся в расселинах. В такой среде они прекрасно замаскированы своим расчленяющим нарядом и лловучими ггращеобразными кожными выростами, которыми украшены многие виды, например морской ерш *(Scorpaena mystes)* и красная крылатка *(Pterois volitans)* (см. рис. 29, *6).* У рассматриваемого вида, однако, подобная система маскировки отсутствзᴦет. Вместо этого рыба покрыта наростами живых гидроидных полипов *Stylactls minoi.* В этом симбиозе очень своеобразен его взаимно облигатный характер, на который обратил внимание Алькок в 1902 г., отметив, что *Minous* ни разу не была найдена без одеяния из этих полипов и что

полипов никогда не находили нигде, кроме как на этой рыбе [2]. Когда в 1928 г. Гаджер пересмотрел данные, он обнаружил, что не менее 29 особей этих рыб (вероятно, все, когда-либо пойманные) с весьма отдаленных мест в водах Индии и Японии несли на себе полипов, и, насколько ему было известно, этот гидроид не был найден нигде, кроме'как на *Minous inermis* [218].

Довольно сходная связь существует между японским раком-отшельником *Eupagurus conslans* и гидроидом *Hydractinia sodaiis,* который обрастает раковину рака-отшельника и маскирует ее. Эти случаи граничат с другими, когда заимствованный материал имеет предостерегающую, а не покровительственную функцию, другими словами, когда покров отвратителен на вкус и отталкивает хищников, а но просто несъедобен. Таков, например, хорошо известный комменсализм между раками и актиниями. Очень яркий пример этого представляет рак-отшельник *Eupagurus cuanenci?,* прикрывающий свою раковину яркооранжевой губкой *Suherites domuncula,* несъедобной для рыб. Такие животные используют репутацию несъедобности своих партнеров. Этот вид защитных приспособлений уже рассматривался в одной из предыдущих глав.

ПЕРЕХОД ОТ ИСКУССТВЕННОЙ МАСКИРОВКИ К ЗАИМСТВОВАННЫМ УБЕЖИЩАМ

Количество используемого маскирующего материала широко меняется у разных животных. Некоторые, как мы видели, довольствуются одним-двумя «лохмотьями». Другие полностью закрывают себя посторонними драпировками. Более того, от инстинкта употребления непрочных материалов,защищающих только от взора, можно проследить постепенные переходы к использованию плотных покровов, обеспечивающих физическую безопасность. В первом случае решает дело психологический фактор, уменьшающий заметность; во втором— фактор физический, уменьшающий доступность.

Укрытие в специально устроенных убежищах. У животных существуют все переходы между этими двумя крайностями. На Борнео Шелфорд [572] наблюдал, как краб *Dorippe astuta* нес на спине лист: «Сходство между одним из этих покрытых листом крабов и листом, вымокшим в воде и колышимым взад и вперед слабыми придонными течениями,было столь велико,что обнаружить краба можно было только при крайнем напряжении внимания».

Прекрасный пример представляют гусеницы бразильской ночной бабочки *Saccophora.* Бэте описал, как это насекомое превращает лист *Melastoma,* своего кормового растения, в продолговатый, открытый с обоих концов сверток, в котором и прячется. Тяжесть чехла чрезмерна для гусеницы, и она подвешивает

долгих бесплодных поисков я в 1872 г. нашел в Во, недалеко от Моржа, гнездо нашего европейского *Camponolus (Colobopsis) truncatus.* На высохшей ветви старого грушевого дерева я увидел множество рабочих особей этого вида, бегущих к одной точке, расположенной в середине сплошного, гладкого участка коры, тогда как больше ни одного скопления такого рода не было видно ни у подножья дерева, ни на его вершине. В это время я ничего не знал об этом виде, но мой интерес был сильно возбужден прошлыми несдачами при поисках жилища *Colobopsis,* и я с величайшим вниманием стал наблюдать за движениями муравьев. Внезапно я заметил, что на коре дерева появилось очень маленькое круглое отверстие, в которое быстро проскользнул рабочий. Но немедленно затем черная дыра исчезла снова, и я не увидел ничего, кроме бурой шероховатой коры грушевого дерева... Вскоре второй рабочий поступил так же, проскользнув в другую маленькую дыру, расположенную близ первой и появившуюся и исчезнувшую таким же образом. Но на этот раз я заметил точное место и, взяв одну из тех булавок, которые энтомолог постоянно носит при себе, осторожно нажал ею на то место, где была дыра, немедленно открывшаяся снова. Затем я медленно вытащил булавку и увидел коричневую усеченную голову солдата, приближающегося снова, чтобы занять свое место привратника, место, с которого он был на мгновение отогнан моими действиями».

ПЕРЕХОД ОТ ИСКУССТВЕННОЙ МАСКИРОВКИ К РШСТИНКТАМ ЗАКАПЫВАНИЯ

Наконец, как мы уже упоминали, другие примеры иллюстрируют переход от инстинкта переодевания к инстинкту закапывания. Так, рогатая лягушка *(Ceratophrys cornuta),* большеротое жабсобразное существо из Бразилии, имеет обыкновение налоловину закапываться в землю среди травы, где ее положение, покровительственная окраска и неподвижность, сочетаясь, делают ее почти невидимой. При отсутствии растительного покрова эти уродливые животные набрасывают лапами себе на спину куски земли и лежат в засаде, как пишет Гадов, «поджидая, пока какое-нибудь •злосчастное существо не попадет в ловушку, образуемую громадной па'тью, которая открывается и с молниеносной быстротой закрывается с ясно слышным треском».

Другие животные почти или полностью засыпают себя посторонние материалом, как это делают многие камбалы, которые засыпают свое тело песком и оставляют снаружи одни только глаза. Защитное значение этого инстинкта хорошо видно на примере креветок, которые благодаря этому могут избежать зорких глаз своего врага—губана. Бэгссш пишет

о последнем: «Его зрение настолько хорошо, что он определенно может заметить креветку, когда она целиком похоронена в сером песке за исключением антенн и антеннальных пластинок. Нужно принять во внимание, что, если песок мелкий, креветка зароется полностью, роя своими плеоподами. выбрасывая песок вперед клешнями и, наконец, набрасывая песок себе на спину и осторожно разравнивая его антеннами. Но, если выставлена хотя бы маленькая часть, губаны найдет креветку, несмотря на ее покровительственную окраску. Креветки, помещенные ночью в аквариум к губану, несколько дней оставались живыми, так как они прятались в песок до того, как дневной свет становился достаточно ярким, чтобы губан мог их увидеть. Поэтому знание дневного и ночного времени имеет для креветок величайшую важность, так как для них небезопасно охотиться до наступления темнотъ».

Сочетание инстинктов закапывания и маскировки посторонними предметами достигает предельного совершенства у некоторых тропических пауков, закрывающих и маскир}ющих свои норки камуфлированной дверцой. Эти дверцы прочны и толсты, так как сделаны из чередующихся слоев шелка и земли. Они подвешены одной стороной, причем их края скошены так, что крышка плотно закрывает нору, подобно пробке. И если, как обычно бывает, паук покроет нар}жную сторону дверцы кусочками листьев, мхом, лишайником или другими материалами, место-закрытой дверцы почти невозможно установить.

БРОСАЮЩИЕСЯ В ГЛАЗА ЛОКАЛИЗОВАННЫЕ ПРИЗНАКИ

Глава 23

ОТВЛЕКАЮЩИЕ ПРИЗНАКИ

В этой и следующих главах я разберу некоторые типы окраски, которые я сгруппировал вместе в целях сравнения и которые хотя и очень различны яо природе и функции, но имеют следующие общие свойства: *бросающийся в глаза внешний вид, расположение на теле и направляющую функцию.* Иными словами, речь идет о структурах, окрасках и поведении, которые должны привлекать внимание к определенной части тела животного или к определенному представителю вида так, что животное или вид могут от этого выиграть.

Преимущества, достигаемые этим привлечением внимания наблюдателя к определенному участку, двоякие. Или облегчается поимка добычи или, наоборот, облегчается спасение. В первом случае мы имеем дело со специализованным: агрессивным (антикриптическим) сходством и приманивающей (псевдоэписематической) окраской. Во втором случае —• с принципами отвлечения (парасематическая), введения в заблуждение {вспыхивающая окраска), предостережения (аиосематическая), запугивания и мимикрии (псевдоапосематичесьая).

Хотя многие из этих категорий переходят друг в друга и частично совпадают, затрудняя создание вполне удовлетворительной классификации этих явлений, типичные примеры каждой категории достаточно характерны.

Я стремился дать сравнительное описание этих локальных демонстраций, а также различных функций, которые они выполняют, подчеркнуть закономерности, от ьогорых зависят различные типы внешности, а показать, ьак в некоторых из рассмотренных категорий явлений сходные или аналогичные приспособления возникали часто независимо в весьма несходных группах животных.

ПРИЗНАКИ, ОТВЛЕКАЮЩИЕ ВНИМАНИЕ ХИЩНИКА ОТ БОЛЕЕ ВАЖНЫХ ЧАСТЕЙ ТЕЛА НА МЕНЕЕ ВАЖНЫЕ

Рассматривая маскировку самого заметного органа — глаза, мы >же касались того факта, что из всех предметов, могущих попасть в поле зрения, предметы, имеющие Kpjrnyro форму (при прочих равных условиях), сильнее всего бросаются в глаза и легче всего узнаются. Мы видели, далее, что глаза многих животных, по очертаниям более или менее приб шжающиеся к окружности, маскируются или укрываются множеством способов, в некоторых случаях исключительно остроумных и эффективных.

На первый взгляд покажется парадоксальным, что природа, столь тщательно замаскировав глаз животных, одновременно и притом даже с большей точностью и тщательностью наделила эти же самые или другие виды животных имитацией глаз или «глазчатыми пятнами». Тем не менее, это так. Имитирующие глаз рис\нки встречаются у очень многих животных: они украшают перья разных птиц; ящерицы и змеи выставляют их на своих чешуйчатых телах; они встречаются на крыльях богомолов, ночных и дневных бабочек, на теле пауков и прямокрылых, клопов и жуков, лягушек и рыб.

Общеизвестно, что такие круглые, мишенеобразные рисунки обладают максимальной заметностью; поэтому мы должны обратить особое внимание на их многократное появление и повторение в качестве бросающихся в глаза элементов окраски у форм, относящихся ко многим различным группам.

Если демонстративные цветные рисунки, носимые разными животными, имеют биологическое значение (а мы имеем все основания думать, что это так), то естественно предположить, что и эти элементы, которые в своем полном развитии буквально воплощают заметность, тоже обладают каким-то специфическим биологическим назначением.

Паультон уже давно приписал глазчатым пятнам на крыльях некоторых бабочек *(Coenonympha, Thecla)* защитною функцию, полагая, что они отвлекают внимание хищников от жизненно важных частей тела и направляют их удар на не столь важные для жизни части, тем самым увеличивая шансы насекомого спастись [496]. Эта точка зрения была подкреплена целым рядом доказательств и подтвердилась последующими наблюдениями мьогих натуралистов. Весьма показательна локализация самих пятен, обычно расположенных близ заднего края крыльев или на выступающем вершинном углу передних крыльев, в обоих случаях далеко от тела. Еще более показательно, что бабочки, обладающие такими рисунками, часто имеют V-образные повреждения от клюва или отпечатки клюва либо на самих глазчатых пятнах,

либо рядом с ними (см. фото 31, *3*—б). Имеются данные, что эти специфические рисунки, позы и движения (см. ниже) приводят в своем высшем развитии к тому, что хищник принимает части крыла бабочки за голову. Иногда, как показал Мортенсен для некоторых голубянок *(Lycaenidae)* Центральной Америки, отвлекающая функция глазчатых пятен весьма усиливается всем рисунком нижней стороны крыльев, особенно замечательным у хвостатки *Thecla phaleros* (рис. 21, *1)*. У этой бабочки переднее крыло пересекается рядом широких черных и белых полос, которые без перерыва переходят на заднее крыло и сходятся к фальшивой голове с ложными глазами и антеннами, расположенной у задней оконечности заднего крыла. Такое расположение, представляющее собой чрезвычайно интересное приложение принципа, описанного мной под названием составной расчленяющей окраски, Мортенсен сравнивает с полосами на венчиках цветов, указывающих местонахождение нектара. В данном случае такое расположение, несомненно, служит для отвлечения взгляда наблюдателя от настоящей головы насекомого и направления его на фальшивую голову.

Важные исследования способов защиты бабочек рода *Charaxes,* дающие ценные доказательства направляющей функции рисунков крыла в природных условиях, были проделаны Суиннертоном [610]. Используя многочисленных бабочек этого рода, ежедневно посещавших связки бананов, развешанные на его веранде, Суиннертон провел ряд опытов с мечеными особями. Яркие «глазчатые пятна» были нарисованы на нижней стороне крыльев у 51 особи. Впоследствии у этих особей было найдено 47 повреждений крыльев или отпечатков клюва. Из них 36 приходилось на «глазчатые пятна», а из 11 остальных большинство, по-видимому, было результатом попыток попасть в «глазчатое пятно». При разборе тех же данных с другой точки зрения оказывается, что 25 случаев повреждений захватывали обе пары крыльев, тогда как 22 были односторонними. Учитывая совпадения и то, что задние крылья не всегда совсем сложены, когда насекомое отдыхает, Суиннертон приходит к выводам, «что большинство нападений было произведено на сидящих бабочек» и «что большинство этих нападений на сидящях бабочек было, вероятно, направлено на глазчатые пятна и другие рисунки». Обширные наблюдения показали также, «что эти рисунки давали некоторую защиту особям, обладавшим ими».

Если обратиться теперь к совсем другому классу животных, то представляется в высшей стелена вероятным, что хвосты некоторых ящериц обладают аналогичной функцией, как предположил Паультон много лет назад [496]. Я уже касался защитного значения автотомии у этой группы, в которой многие виды, принадлежащие к разным семействам, быстро отрывают свой хвост, если он схвачен врагом. Каждый, собиравший ящериц, знает, что значительный процент только что пойманных особей имеет обломанный или регенерировавший хвост — свидетельство нападения врагов. И вот, совершенно независимо от того, что хвост — это часть тела, которую преследователю легче всего схватить и которая поэтому чаще всего является объектом нападения, интересны также следующие факты, насколько я знаю, еще не отмеченные в связи с этим: во-первых, у многих видов хвост окрашен ярче остального тела; во-вторых, у некоторых видов он ярче окрашен у молодых, чем у взрослых особей. Например, красивая древесная ящерица *Holaspisguentheri* (сем. *Lacertidae),* которую я нашел в тропическом лесу близ Аматонги (Португальская Восточная Африка), имеет хвост, окрашенный в великолепный, ярко-голубой цвет, резко контрастирующий с черными и бронзовыми полосами тела. В другом семействе, сцинков, восточноафриканский вид — пятиполосая мабуйя *(Mabuia quinquetaeniata)* — имеет в молодости очень сходную общую схему окраски, но у этого вида синяя окраска хвоста с возрастом исчезает. В Южной Африке ящерица *Eremias namaquensis* (сем. *Lacertidae)* иллюстрирует ту же закономерность, хотя здесь хвост у молодых особейкрасноватого цвета, а позднее меняет рыже-красную окраску на песочно-серую, приспосабливаясь таким образом к общей окраске песочной местности. Совершенно независимо от того, что многие ящерицы, особенно использующие аутотомию, имеют ярко окрашенные хвосты, еще более заметные, когда они извиваются во рту хищника [19], я хочу здесь особенно подчеркнуть направляющую функцию органа, относительная заметность которого *до схватывания* отвлекает внимание от самой ящерицы к той части ее тела, которая может быть столь легко утрачена и легко восстанавливается.

Весьма любопытно, что сходные явления встречаются у некоторых улиток из родов *Helicarion* на Филиппинах и *Stenopus* в Вест-Индии. Здесь задняя часть ноги гораздо заметнее остального тела и легко отбрасывается, а потом регенерирует [564]. Семнер указывает, что примерно у 10% особей одного вида *(Helicarion gutta)* эта часть была утрачена. Однако, поскольку улитки, в отличие от рассмотренных нами бабочек и ящериц, неспособны спастись от врага бегством, эти случаи не аналогичны. Быть может, здесь заметный участок имеет скорее предостерегающую (апосематическую), а не направляющую (парасематическую) функцию, подобно бросающимся в глаза пучкам волосков у многих гусениц волнянок *(Lymantriidae)*.

Интересным случаем, расширяющим описанный здесь принцип, можно считать своеобразные взаимоотношения большого поморника с другими морскими птицами, снабжающими его пищей.

Кайры, чайки и крачки безжалостно преследуются этими пиратами, пока не отрыгнут недавно проглоченную пищу. Поскольку большие поморники иногда нападают на птиц, прямо как на добычу, вместо того, чтобы только требовать от них дань в виде пищи, легко понять, что этот инстинкт выработался в качестве легкого средства спасения. Инстинкт этот, действительно, сравним в этом отношении с инстинктом обламывания хвоста у ящериц.

ПРИЗНАКИ, ОТВЛЕКАЮЩИЕ ВНИМАНИЕ ХИЩНИКА ОТ БОЛЕЕ УЯЗВИМЫХ НА МЕНЕЕ УЯЗВИМЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ВИДА

Несколько расширенное приложение принципа отклонения можно видеть в другой категории явлений, когда локальная заметность имеет значение не для особи, а для вида. Яркая окраска самцов у большинства видов утиных *{Anatidae)* в период размножения резко отличается от чрезвычайно критического оперения самок. В связи с этим Моттрам выдвинул следующее предположение: такая окраска выгодна потому, что отклоняет нападение врагов в решающий период гнездования от более уязвимой и биологически более ценной самки на самца, биологически менее ценного, поскольку он в большинстве случаев не участвует в насиживании и воспитании птенцов, что целиком ложится на самку [4251.

В качестве аналогии, подтверждающей такое объяснение, Гексли [278] приводит чрезвычайно интересный случай, упомянутый Штреземаном. У некоторых видов белой куропатки *(Lagopus)* смена белого зимнего оперения у самца задерживается, пока самки в их криптическом летнем оперении не закончат насиживания. В результате самцы в период гнездования оказываются гораздо более заметным полом и, таким образом:, в пропорционально больших количествах становятся жертвой хищников, например орлов. Щтреземан предположил также, что яркая окраска 'самцов у большинства видов уток имеет отклоняющую функцию. Здесь наблюдается близкая аналогия со случаем яркохвостых ящериц, рассмотренным выше. У ящериц в жертву приносится заметная, но относительно маловажная часть особи, а у птиц—• заметный, но относительно малоценный представитель вида.

Сходные явления имеют место и в отношениях между родителями и потомством, а не только между самцом и самкой. Речь идет здесь об общеизвестной тактике, знакомой всем, наблюдавшим пищ в природе, когда старая птица пытается отвести врага подальше от гнезда с яйцами или птенцами. Здесь внимание врага отвлекает не заметная окраска, но бросающееся в глаза поведение. Гильберт Уайт описывает, как «куропатка кувыркается перед охотником, чтобы отвлечь собак от своего беспомощного выводка». Самка камышевой овсянки *(Emberiza schoeniclus),* спугнутая с гнезда, сначала тихо отлетает от него, а затем появляется в нескольких шагах от пришельца, делая вид, что она падает, взлетая и проделывая всякого рода штуки, как если бы она была тяжело ранена. В таких случаях демонстрация начинается на некотором расстоянии от гнезда, и внимание привлекается к тому месту, где нет гнезда, точно так же как глазчатые пятна бабочек привлекают внимание туда, где нет головы. Каждый сельский житель наблюдал попытки чибиса отвести пришельца от места гнездования демонстрациями, в которых играют роль и зрительные и слуховые эффекты. Птицы летают на виду взад и вперед, издавая жалобные звуки, которые привлекают внимание пришельца и в то же время предупреждают птенцов, что надо лежать тихо.

Этот образ действия довольно широко распространен среди птиц, гнездящихся на открытых местах, и иногда используется в качестве последнего средства даже криптичестши видами, например козодоями, если они вынуждены покинуть гнездо. Так, например, Биб описал отвлекающую тактику южноамериканского козодоя *(Caprimulgus nigrescens):* «Спугнутый с яиц, он отлетел, подобно многим другим видам птиц, и присел на довольно открытом месте, чтобы привлечь внимание охотника к себе и отвлечь его от гнезда» [35].

Когда я недавно фотографировал в Норфольке гнездо козодоя, насиживающая птица великолепно продемонстрировала мне этот удивительный прием. Будучи вспугнута, она тихо слетела со своих двух яиц и перелетела на старую ветвь бузины, лежавшую на земле метрах в пятнадцати от гнезда. Здесь она села не *вдоль* ветви в обычной критической позе, а *поперек,* широко развернула хвост веером и в то же время выдвинула вперед крылья, развернув их так, что кончики были направлены прямо вниз. Выставив таким образом на несколько секунд каждый квадратный сантиметр своего развернутого оперения, она соскользнула со своего насеста и полетела ко мне близко над землей, а затем вновь села, распластав крылья и хвост на каменистой почве. Утомившись от этих демонстраций, она стала летать вокруг, испуская резкие и часто повторяющиеся тревожные звуки и время от времени опять садясь, чтобы возобновить демонстрацию оперения, на ветку или на голую землю.

Следует отметить, что действия подобного характера не только заметны и поэтому обладают отклоняющим действием, но они симулируют поведение *раненой* птицы и поэтому вызывают или поощряют преследование.

Джорден [296] дает полный обзор этого вопроса в своей статье, в которой читатель может найти более подробные данные.

ПРИЗНАКИ, ДЕЗОРИЕНТИРУЮЩИЕ ХИЩНИКА, СОЗДАВАЯ ЛОЖНОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ПОЗЕ ЖЕРТВЫ

Теперь мы должны кратко рассмотреть некоторые случаи, когда отвлекающие (парасематические) признаки имеют специализованное добавочное значение, которое достигает наибольшего развития у бабочек-голубянок *(Lycaenidae).* Я говорю об обманчивой имитации головы, расположенной на задней оконечности заднего крыла у видов *Thecla.* Эта имитация часто сложна и совершенна, она создается сочетанием действия приспособительных структур, окраски, позы и движения. Главная черта структурных модификаций — это особое удлинение задних крыльев, имитирующее усики. У некоторых видов, например *Thecla phaleros,* они длинные и нитевидные, иногда они белые и слегка утолщенные на конце. У основания этих мнимых усиков находится заметное глазоподобное пятно. Сидя, эти бабочки складывают крылья; в таком положении ложная голова оказывается гораздо заметнее настоящей. В то же самое время обман усиливается своеобразными движениями задних крыльев, которые попеременно движутся вверх и вниз, так что ложные усики все время очень заметно перекрещиваются друг с другом и постоянно движутся, тогда как настоящие усики незаметны и *неподвижны* [417]. Сходство с головой еще более усиливается у центральноамериканских видов *Thecla* и у индийских видов *Aphnaeus, Pratapa* и *Rapala,* имеющих ярко окрашенную лопасть у анального угла заднего крыла, загнутую наружу почти под прямым углом к крылу. Лонгстафф [352] наблюдал в Канди, на Цейлоне, другую голубянку, *Talicada nyseus,* садящуюся головой вниз — образ действия, очевидно, связанный с обманчивой внешностью. Этот же наблюдатель обнаружил, что британская *Lycaena icarus* сидела вниз головой в 12 случаях из 15. В Паname *Ginaecia Airce,* вид, обычно отдыхающий на стволах деревьев, по словам Мортенсена, всегда садится головой вниз. Эта бабочка, подобно уже упомянутым в гл. 5 видам *Thecla,* имеет на нижней поверхности рисунок из линий, сходящихся к ложной голове. Плантер отмечает, что «двуголовые» виды *Deudoryx* даже ползают назад так же хорошо, как и вперед (см. Мортенс [417]).

Здесь, таким образом, мы видим сложную систему структур, рисунков и инстинктов, которые, сочетаясь, *создают ложное впечатление головы, расположенной у противоположного конца тела.* В таких случаях рассмотренная прежде функция направляющих глазчатых пятен усиливается и дает то дополнительное преимущество, что при тревоге насекомое может взлететь в неожиданном направлении.

В точности сходные явления встречаются у некоторых позвоночных, например у щетанозуба *Chaetodon phbejus.* Голова этой

рыбы вертикально пересекается яркой черной полосой, окаймленной белым, которая, идя через глаз, действенно маскирует этот орган, как >же описано выше. Близ основания хвоста

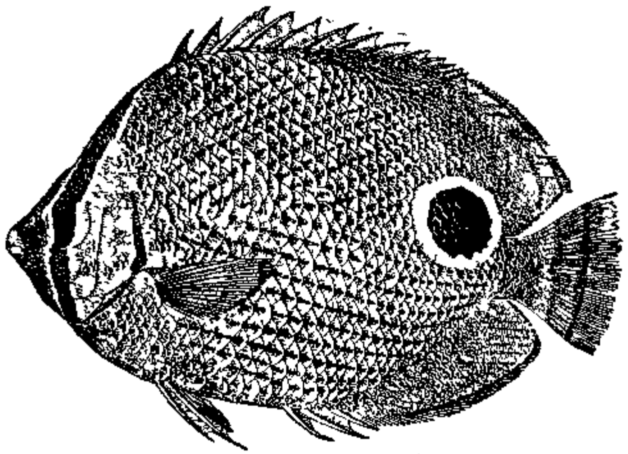


Рис 71. Щетинозуб *Chaetodon capistratus.*

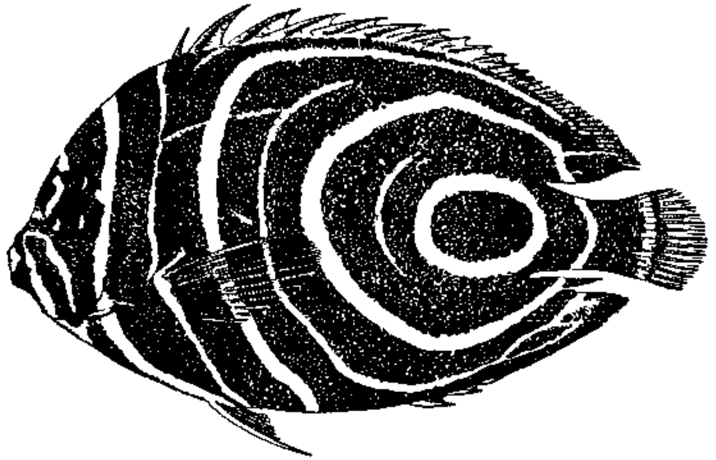


Рис. 72. *Pomacanthus imperator* (молодой).

расположено большое заметное глазчатое пятно. Наблюдениями Хаддона (см. Маршалл [395]) на о-ве Тёрсдей в Торресовом проливе был обнаружен любопытный факт, что этот вид обладает инстинктом медленно плавать хвостом вперед. Но при тревоге он обращается в бегство, устремляясь в противоположном направ-

лении. Джиббингс сообщил мне, что *Chaetodon capistratus* применяет ту же тактику. В этом случае изменения рисунка и инстинктов также приводят к тому, что дезориентируют нападающего, а это облегчает спасение. Этот пример особенно интересен тем, что у одного и того же животного настоящий глаз замаскирован, а ложный —• выставлен (рис. 71). Некоторые другие рыбы, принадлежащие к различным семействам, обладают очень заметными глазчатыми пятнами на разных частях тела, но обычно на хвостовой. Таковы, например, щетинозубы *Chaetodon unimaculatus* и *Pomacanthus imperator* (рис. 72), носач *Chelmo muellen,*

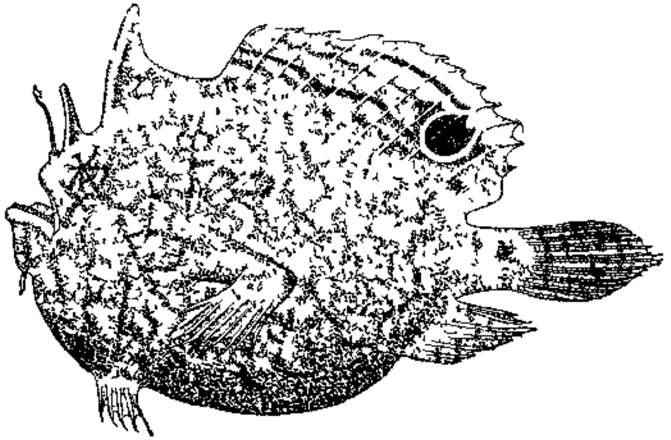


Рис 73 *Antennarms notophthalmus*

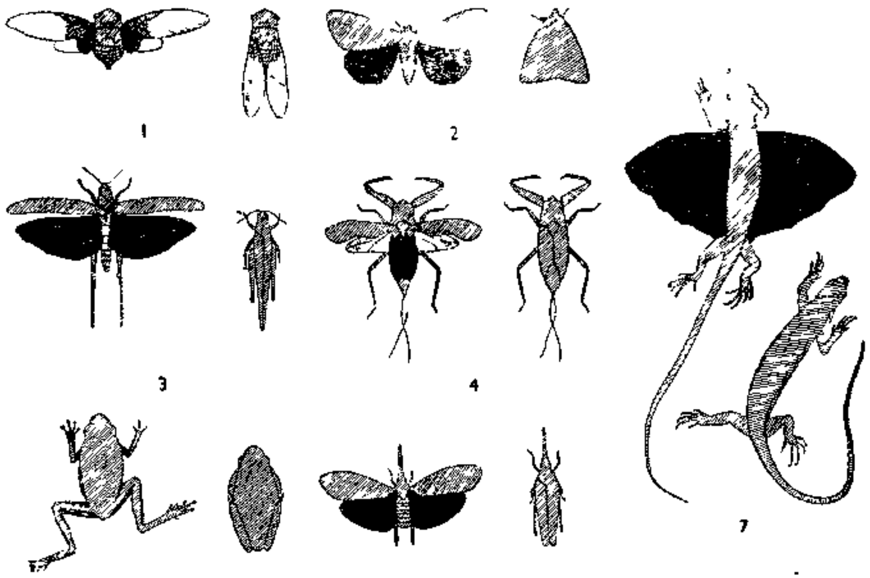
Cichlasoma jestivum (рис. 30) и антеннарий *Antennanus notophthalmus* (рис. 73). Сходные очень заметные глазчатые пятна встречаются на задних частях тела у многих лягушек, принадлежащих к разным семействам, например *Mantipus ocellatus,* буропятнистой болотной лягушки *Paludicola fuscomaculata, Gastrophryne elegans, Eupemphyx natteren* (фото 32, *3, 4).* У некоторых из них обнаруживается также тенденция камуфлировать настоящий глаз, тогда как ложный глаз — обычно самый заметный элемент во всей системе окраски. Однако за отсутствием наблюдений над их поведением и биологическими отношениями в природе в настоящее время нецелесообразны спекулятивные рассуждения о том, какую биологическую функцию могут выполнять ми рисунки.

ПРИЗНАКИ, ДЕЗОРИЕНТИРУЮЩИЕ ХИЩНИК4, СОЗД4В4.Я РОЖНОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О МЕСТОНАХОЖДЕНИИ ЖЕРТВЫ

В другой интересной категории случаев все видимые части *неподвижного* животного маскируются покровигельственной

системой окраски поверхности выставленных частей тела. Но здесь имеется также и демонстративная система окраски, расположенная на тех частях тела, которые в покое скрыты. Когда животное *движется,* мгновенно открывается и делается заметным блестящий и яркий рисунок алого, киноварного, оранжевого, желтого или синего цвета (рис. 74).

Хорошо известный пример — совка-ленточница *Catocala electa* (рис. 74, *2).* Когда это насекомое неподвижно, передние крылья сложены на спине, перекрывая и полностью пряча задние крылья.



Рио 74 Примеры «вспыхивающей окраски» j различных животных, дечонстрирзечые яркие части зачернены

1 — Hemisciera (цикада), *2 — Catocala* (бабочьа), *3 — Omi'hacus* (саранчевое), *А — Laccofrepfies* (нтоп), *5 — Fulgo a* (равнокрылое), *в — Phyllomedusa* (чягушка), — *Ь aco* (ящерица).

Передние крылья серого цвета с тонким черным рисунком представляют собой чрезвычайно эффективный покровительственный наряд, когда бабочка днем отдыхает на коре. Задние крылья — красные с контрастным черным рисунком — чрезвычайно заметны, когда бабочка летает. Многие другие виды совок, как, например, хорошо известная *Tnphaena pronuba* с ее желтыми задними крыльями,окаймленными черной полосой, иллюстрируют это же явление. Но еще ярче оно выступает у разных тропических видов, как, например, *Mormia neonympna* из Ирака или *Дег-*

maleipa juno из Индии. Оба эти вида имеют криптически окрашенные передние крылья, пепельные у первого, каштановые или охристые у второго, тогда как задние крылья, очень бросающиеся в глаза, яркожелтые, с широким черным краем, у *M. neonympha* и черные, с яркомалиновым вершинным участком, у *D. juno.*

Системы окрасок этого типа довольно обычны во многих семействах чешуекрылых. В лесах близ Пара́ встречается много видов бражников со сходной яркой окраской обычно скрытых частей, например задних крыльев и брюшка, тогда как передние крылья характеризуются эффективными покровительственными окрасками и рисунками, скрывающими неподвижное; насекомое во время дневного отдыха. Например, *Isognathus scyron* и /. *menechus* имеют желтые задние крылья, обрамленные каймой цвета сепии; их система окраски в общем сходна с *Triphaena pronuba. Pholus vitis,* также из Пара; несет карминовое пятно внутреннего угла заднего крыла. У *Protoparce diffisa* обе пары крыльев окрашены покровительственно, но бока брюшка несут бросающийся в глаза ряд оранжевых пятен. У родственного семейства *Syssphingidae* имеются сходные типы окраски. Например, у буро-желтой *Syssphinx molina* из Бразилии задние крылья красные, каждое с броским центральным черным пятном.

Многие бабочки, в том числе наиболее критические виды, например *КаШта,* характеризуются подобной системой окрасок. Но здесь, в связи с совершенно иной позой покоя, при которой крылья сложены вместе над спиной, яркие тона часто располагаются на верхних поверхностях как передних, так и задних крыльев, тогда как в критические цвета окрашены нижние поверхности обеих пар крыльев.

У таких насекомых покровительственная окраска мгновенно превращается в демонстративную, а яркий наряд мгновенно снимается, когда движение прекратилось. Какова же функция этих заметных частей,мгновенно вспыхивающих при движении и скрывающихся, подобно шарику фокусника, когда насекомое садится? Обычно полагают, что так называемые «вспыхивающие окраски» помогают запутать или сбить с толку хищника, преследующего жертву. Несомненно, что глазу человека легче заметить точное место, где села птица или насекомое с неизменно покровительственной, как в полете, так и в покое, окраской, чем уследить за животным, которое внезапно становится заметным, взлетая, и столь же внезапно сливается с ландшафтом, прекратив движение. Именно *внезапное исчезновение яркого цвета, сочетающееся, со столь же внезапным прекращением движения,* обманывает глаз и чрезвычайно затрудняет обнаружение точного местонахождения животного.

Нужно признать, что ери современном состоянии наших знаний точное биологическое значение вспыхивающих окрасок

недостаточно ясно. Этот вопрос настоятельно требует изучения и проверки путем опытов и наблюдений. Но вряд ли можно сомневаться, что в природных условиях вспыхивающие окраски способствуют бегству. Это косвенно подтверждается и их широким распространением в животном царстве и их фактической локализацией на поверхности тела, как будет ясно из следующих соображений.

Поучительно, что то самое средство, которое встречается у чешуекрылых, например у *Catocala* и *Triphaena,* независимо появилось по крайней мере в двух других отрядах насекомых: полужесткокрылых и прямокрылых, и во многих различных семействах. Среди равнокрылых хоботных одним из наиболее поразительных примеров вспыхивающих окрасок, которые мне известны, является живущая в лесах цикада *Hemisciera maculipennis* из долины Амазонки (рис. 74, *1).* Большинство цикад имеет совершенно прозрачные бесцветные крылья, но у этого вида внутренняя, часть каждого крыла украшена ярким киноварным пятном, занимающим почти половину крыла. Эта окраска, конечно, хорошо просвечивала бы сквозь прозрачные передние крылья у сидящего насекомого, но участок примерно такой же величины на передних крыльях пигментирован матовым оливково-зеленым цветом, так что, когда крылья сложены, покровительственная зеленая область закрывается, как ставень, в точности прикрывая красный участок крыльев, лежащий ниже.

У некоторых других тропических видов обе пары крыльев пигментированы целиком, и в таких случаях обычно встречаются системы окраски, сходные с уже рассмотренными: передние крылья скромно окрашены в серые, зеленые или бурые тона, а задние крылья, видимые лишь во время полета, расцвечены яркими малиновыми, оранжевыми или желтыми тонами, как можно видеть у индийских видов *Gaeana atkinsoni, Balinta octonotata* и *Platypleura mira.* Более того, сходное расположение появляется снова в другом семействе равнокрылых, *Fulgoridae,* где мы опять встречаемся с покровительственно окрашенными видами, у которых передние крылья закрывают ярко окрашенные задние крылья—желтые с черным у *Fulgora spinolae,* синие с черным у *F. intricata* (рис. 74, *6).*

Далее, у некоторых скромно окрашенных клопов красные вспыхивающие пятна расположены не на крыльях, а на верхней поверхности широкого брюшка, так что у покоящегося насекомого они закрыты крыльями и надкрыльями, но при полете очень заметны. Это наблюдается, например, в роде *Mictis* (см. *Coreidae)* и у водяных скорпионов *(Мера* и *Laccotreph.es* (сем. *Nepidae)* (рис. 74, *4).* Представители последнего семейства живут среди ила и тростников на дне прудов. Но если вода, как это часто случается,

высыхает, они способны пролететь значительные расстояния в поисках нового жилья.

Многие виды саранчевых имеют перепончатые ярко окрашенные задние крылья, которые обычно веерообразно складываются под надкрыльями (рис. 74, *3).* У *Oedipoda miniata* с юга Европы они яркомалиновые, с черной каймой; у *Titanacris carinata,* красивого зеленого вида с Амазонки, пурпуровые. На Канарских о-вах, в долине Фатага на Гран-Канариа, на склонах Тенерифа и на голых дорогах Фуэртевентура я неоднократно поражался эффективности такого типа окраски у саранчевых, которые изобилуют в этой местности, но которых редко удается увидеть, пока пылающее крыло не сообщит о насекомом, улетающем на безопасное расстояние и исчезающем при посадке на кусок лавы, пемзы или базальта, с которым сливается окраска всей его видимой поверхности. Многие лесные саранчевые бассейна Амазонки, в том числе некоторые гигантские виды, обнаруживают тот же контраст между критической окраской в покое и ярким нарядом при полете. Гексли напомнил мне, что вспыхивающая окраска у саранчевых часто сочетается с зигзагообразным полетом и внезапным изменением его направления перед посадкой. Такой образ действий, несомненно, повышает эффективность этого типа окраски.

Сходные примеры встречаются и среди палочников *(Phasmidae),* некоторые виды которых образуют адаптивный ряд, выявляющий связь между расположением окраски и особенностями строения (рис. 75). В этой группе имеется тенденция к уменьшению или полному исчезновения) надкрыльев. В таких случаях нижние крылья, часто ярко окрашенные, очевидно, нельзя скрыть теми способами, которые применяются разными ночными бабочками, богомолами, саранчевыми, цикадами и другими насекомыми, складывающими задние крылья под передними. Но вспыхивающая окраска, носимая на веерообразно складываемых задних крыльях, встречается даже и у таких *Phasmidae.* Это оказывается возможным благодаря приспособительным изл1епениям самой крыловой пластинки.

В крайних случаях этого типа, когда надкрылья полностью или почти полностью отсутствуют, та часть заднего крыла, которая в сложенном состоянии находится сверху, часто окрашена совсем иначе, чем остальная часть органа, и в то же время на ней отсутствуют узкие радиальные, веерообразные складки перепончатой части. Таким образом, она занимает место отсутствующего надкрылья, на которое походит как со строению и внешности, так и по его функции защиты крыла, а также укрытия яркой окраски. Пример этого *Aruanoidea grubaneri* с Малайского полуострова (ри&. 75, *1).* Когда крылья сложены, насекомое кажется ярко-зеленым и, несомненно, хорошо гармонирует с травой и листвой. Но еоли крылья развернуты! то оказывается, что они красивого

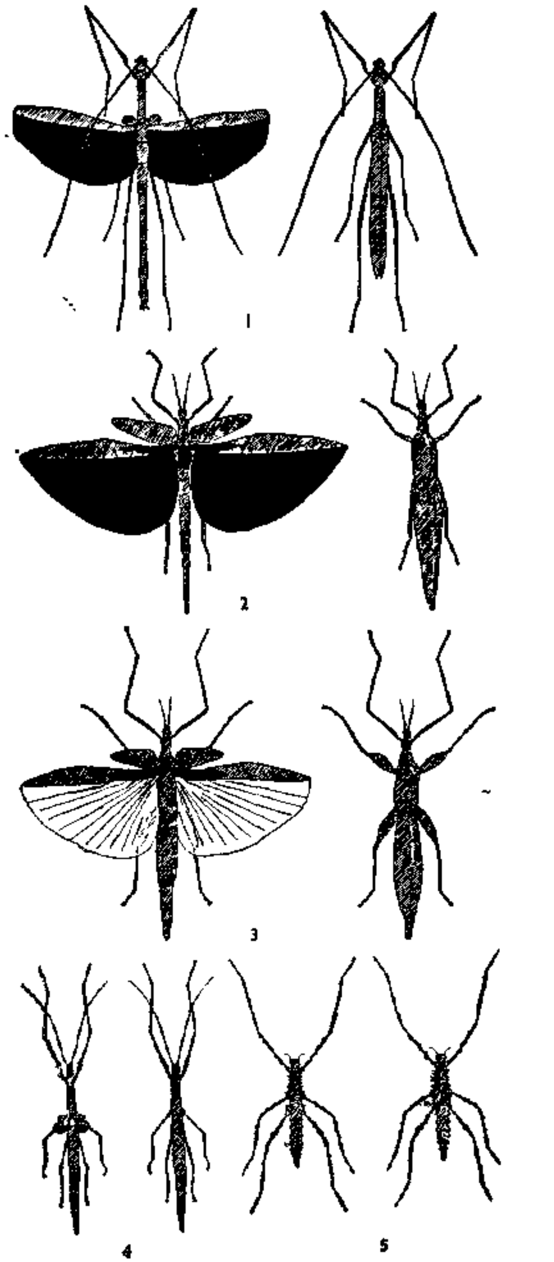


Рис 75. Вспыхивающие и предостерегающие окраски у палочников:

1 *Amanoidea grubaneri; 2— Podacanthus lyphon,* 3— *Tropidoderus rhombus, 4—Graeffa coccophaga; 6 — Cnipsus thachis.*

розового цвета, за исключением узкой яркозеленой полосы, которая идет вдоль переднего края крыла от основания до вершины и эффективно скрывает ярко окрашенную, аккуратно сложенную перепонку, лежащую под ней, пока крыло не развернется для полета.

С другой стороны, в тех случаях, когда надкрылья хорошо развиты так, что в большей или меньшей степени закрывают основную часть сложенного заднего крыла, вспыхивающая окраска часто распространяется и на основание его передней области. Так, у австралийского *Podacanthus typhon* (рис. 75, *2)* передний край заднего крыла зеленого цвета и подобен надкрылью в дистальной части, там, где он выставлен у сидящего насекомого. Но в основной части, там, где крыло в положении покоя прикрывается надкрыльем, оно окрашено в розовый цвет, как и остальная перепончатая часть. Участок того же цвета имеется и на заднесшшке. Сходное положение обнаруживается у *Tropidoderus rhombus* (рис. 75, *3),* где основание переднего края крыла имеет яркое красное пятно на участке, точно совпадающем с продолжением несколько укороченного надрылья. У этого вида, однако, перепончатая часть заднего крыла почти бесцветна.

У рассмотренных видов задние крылья, закрыты ли они частично надкрыльями, или нет, сами хорошо развиты, и яркие цвета на них расположены так, что демонстрируются при полете и скрыты у сидящего насекомого. Своеобразный и интересный случай в описываемом нами ряду представляет собой почти бескрылая форма *Cnipsus rkachis* (рис. 75, 5) с Новых Гебрид. Этот палочник, серо-бурый и шиповатый, имеет крайне укороченные надкрылья и" крылья. Он, конечно, неспособен к полету.В спокойном состоянии это насекомое совершенно криптично, но, будучи возбуждено, оно имеет обыкновение поднимать надкрылья, выставляя свои крошечные задние крылья, окрашенные в очень яркий карминовый цвет. Два красных пятна, которые столь насыщены и ярки, что кажутся почти светящимися, внезапно вспыхивая на спине насекомого, несомненно, действуют устрашающе; и ясно, что перед нами замечательное отпугивающее приспособление, назначение которого —• предотвратить нападение посредством запугивания, а не спастись бегством, как в случаях, описанных выше.

Нетрудно представить себе переходные ступени оборонительных приспособлений, ведущие от бегства через вспыхивающие окраски к угрозе. Многие *Orthoptera* с хорошо развитыми крыльями употребляют их исключительно для полета; нередко такие крылья приобретают яркую окраску и у них появляется добавочная функция — укрытие путем обмана. Хорошо известно, что другие прямокрылые, как уже упоминалось, даже обладая хорошо развитыми крыльями, все же воздерживаются от полета, полагаясь вместо этого на предостерегающие демонстрации. Редукция

крыльев, существенно влияющая на способность к полету, не особенно снижает их значение в качестве зрительных сигналов. Таким образом, могут быть достигнуты условия, когда функция передвижения совершенно подчиняется функции угрозы до тех пор, пока способность к полету не теряется полностью. Такая стадия,^ невидимому, достигнута *Graefja coccophaga* с Фиджи (рис. 75, *4),* которая образует одно из звеньев в ряду, достигающем своего крайнего развития у *Cnipsus rhachis.*

Перед нами перевосходный пример смены функций: функция крыла как органа полета постепенно сходит на нет и заменяется другими функциями, сначала второстепенными, а позднее занимающими доминирующее и основное положение. Параллельные случаи смены функции встречаются у богомолов, например у болыпекрылого богомола *Pseudocreobotra wahlbergi* (рис. 76), который несет на надкрыльях предостерегающий сигнал, или нелетающего богомола *Eremiaphila braueri,* у которого и крылья и надкрылья редуцированы и выполняют чисто демонстративную функцию.

Переходя к совершенно иной группе животных, мы встречаемся с аналогичным положением вещей у индо-малайских «летающих» ящериц из рода драконов *(Draco).* Здесь опять-таки именно летательная перепонка — носитель вспыхивающей окраски. Этот орган, поддерживаемый рядом видоизмененных ребер, может быть произвольно развернут или свернут, подобно зонтику (рис. 74, *7).* У *Draco maculatus* из Индо-Китая «крылья» красноватые или оранжевые сверху и светложелтые снизу; у *D. indochinensis* из Аннама они красновато-бурые сверху с четырьмя поперечными черными полосами и лимонно-желтые снизу; у *D. norvilli* из Ассама они несут алые полосы; у *D. dussumieri* из южной Индии они фиолетово-черные с более светлыми отметинами. В покое перепонки сложены по бокам тела, где они совершенно незаметны. И только когда ящерица быстро планирует по наклонной плоскости с ветви на ветвь, перепонка раскрывается и окраски мгновенно вспыхивают, чтобы так же мгновенно угаснуть при посадке. Нужно учитывать, что эти окраски, вероятно, употребляются также самцами для демонстрации при ухаживании или соперничестве, хотя пока имеется лишь немного данных по этому вопросу. Однако почти несомненно, что при бегстве от хищников функция этих окрасок аналогична лучше известным явлениям вспыхивания, столь хорошо выраженным у саранчевых и других насекомых.

Вспыхивающие окраски не следует смешивать с иными признаками, показываемыми при демонстрации, хотя, например, *у Draco,* они могут выполнять различные функции. Вспыхивающие окраски, наоборот, демонстрируются при бегстве от врага. Их функция — не отпугнуть, не возбудить, а запутать или дезориентировать. Вспыхивающие окраски располагаются не на

поверхностях тела, требующих для демонстрации специальные поз. как, например, у жерлянки *Bombmator,* носящей яркие цвета на брюхе, или богомола *Pseudocreobotra,* носящего их на передних крыльях. Они в основном распределены на частях тела, выставляемых во время нормальной реакции бегства, когда эти окраски и «вспыхивают». Для того чтобы эффективно действовать в природе, «вспыхивание» должно быть связано с внезапными и быстрыми движениями, а следовательно,— с органами движения. Во всех упомянутых до сих пор случаях демонстрация заметных окрасок происходит одновременно с актом полета ипи планирования, а бросающиеся в глаза поверхности, как правило, ограничиваются крыльями, раскрываемыми в движении и складываемыми во время покоя.

В некоторых других случаях появление окраски связано с прыжком, как, например, у разных покровительственно окрашенных бесхвостых, например квакши *Phyllomedusa hypochondnahs* (рис. 74, *6).* Эта маленькая древесная лягушка, биология которой была изучена Беджетом [67] в Парагвайском Чако,— ночной вид, замечательный своей способностью менять окраску (кото рая может быть зеленой, серой или бурой), приводя ее в гармонию с окружающей средой. Когда квакша неподвижна, видна лишь верхняя поверхность ее тела, крайне незаметного, прильнувшего к листу, с ногами, плотно прижатыми к бокам Однако в движении или ночью, в состоянии активности, освещенная фонарем, эта квакша имеет совсем иную внешность, так как бока, задние поверхности передних ног, задние и внутренние поверхности задних ног имеют яркую алую окраску, исчерченную поперечными черными полосами, тогда как подошвы ног темные, фиолетово-черные. *Hylambates maculatus,* древесная лягушка из сем. *Polypedatidae,* которую я встретил в Португальской Восточной Африке, имеет сходно расположенную вспыхивающую окраску. Боковые поверхности бедер, внутренняя сторона голеней и лапок и маленький участок позади передней ноги, идз'щий до подмышки, украшены очень яркими огненно-красными пятнами, совершенно сьрытыми в обычном положении покоя

Животные, отступающие под прикрытием завесы, выставляемой перед врагом в момент бегства, применяют отвлекающее средство, в известном отношении сходное с вспыхивающими окрасками. Действие завесы на зрение ини обоняние заключается в том, что преследователь временно задерживается отвлекается или становится небоеспособным.

Густая «дымовая завеса» из т>ши, выпускаемая каракатицей,— удивительно действенное средство, чтобы ускользнуть от поимки, особенно если направление бегства внезапно меняется при выпускании черного облака. Замечательное видоизменение этого способа встречается у некоторых глубоководных головоногих, которые

выпускают во гьме бездны светящееся облако, дезориентир\ ющее 1ли сбивающее с то~тк\ преследователей.

Опираются в дета шх, но сходны по ф}ньции светящиеся разряды некоторых бчизких к *Acanthephyia* креветок, наблюдавшихся на больших гллбинах Бибом [38]. Ударившись об окна батисферы и испуганные этим, они «вып}екали ракетоподобную стр}ю жидкости с такой силой, что физиото1ическии эффект походил на внезапный взрыв. Эт происходило время от времени на больших глубинах, и я научится различать два разных типа разрядов один — равномерно светящийся, а др>гой—менее яркий, но пересыпанный десятками блестящих звезд и точек. На мгновение креветка была отчетливо видна в своем собственном свете, а затем исчезата, оставляя после себя ослепительное сияние».

Пахучие завесы, сочетающиеся с реакцией внезапного бегства, применяются многими животными, которые вып\екают содержимое своего мочевого пузыря, клоаки или пахучих желез, когда их преследует или настигает хищник. Многие лягушки и жабы, убегая щи отпрыгивая, с силой опорожняют свой мочевой пузырь, обгызгивая противника мочой. Гага, согнанная с гнезда собакой, вып} екает стр\ю вонючих экскрементов. Раздраженные глупыши отрыгивают дзрно пахн\щ^ю маслянистую жидкость и, по Кojapд\, vor\T выбросить ее на врага на расстояние около метра.

Глава 24

НАПРАВЛЯЮЩИЕ ПРИЗНАКИ

Здесь необходимо рассмотреть приспособительную окраску, имеющую противоположное назначение и служащую обычно не для защиты, а для нападения. До сих пор мы разбирали заметные признаки, которые имели своей целью *предотвратить нападение или отвлечь внимание хищников от их жертвы.* Но локализованные рисунки могут иметь не только отвлекающую, но и направляющую функцию. Они могут обладать агрессивной функцией, достигающей наивысшего развития в области приманивания, или же защитной функцией в области запугивания.

ПРИЗНАКИ, ОТВЛЕКАЮЩИЕ ВНИМАНИЕ ЖЕРТВЫ ОТ САМОЙ ОПАСНОЙ ЧАСТИ ТЕЛА ХИЩНИКА

Как жертве особенно необходимо замаскировать голову, чтобы облегчить спасение бегством, так и хищникам всего важнее замаскировать голову, чтобы облегчить поимку из засады. Интересно, что у некоторых хищников особенно хорошо маскируется головной конец тела. Среди рыб это хорошо видно на примере морского черта *(Lophius piscatorius).* Хотя рыба в целом с ее уплощенной формой и покровительственным расчленяющим рисунком замечательно хорошо маскируется на морском дне, агрессивно-криптическая окраска достигает совершенства именно спереди, там, где голова и страшные челюсти камуфлируются завесой невинно выглядящих водорослеподобных выростов. В точности такое же явление мы встречаем у систематически очень далекой акулы *Orectolobus barbatus.* Эта рыба живет и охотится на дне моря, ее пестрая окраска прекрасно гармонирует с поверхностью скал, покрытых водорослями. На голове и вокруг рта (но нигде больше) она несет обманчивые водорослеобразные выросты, которые, несомненно, служат для того, чтобы рассеивать подозрения мелких рыбок, заплывающих в поисках убежища в самую пасть хищника.

Звездочеты *(Uranoscopidae)* атлантического и средиземноморского побережий, принадлежащие к родам *Astrcscopus* и *Uranoscopus,*— неповоротливые рыбы с сильным телом, которые зарываются в песок в полосе прибоя и хватают добыч}' из засады. В связи с таким образом гкизни глаза у них располагаются на дорзальной стороне, верхняя! поверхность рыбы уплощена, а челюсти расположены вертикально, так что рот открывается на верхней стороне головы. Когда рыба лежит, зарывшись в песок и выставив наружу почти только один глаза, ротовая щель завешена бахромой из тесно расположенных нитей, обрамляющих губы.

Независимо возник подобный же образ жизни в совершенно неродственном семействе *Trichodontidae* из северной части Тихого океана. Подобно звездочетам, эти рыбы зарываются в песок, подобно им, они также имеют на губах бахрому, которая, несомненно, действует как маленькие занавеси, скрывая слабые движения рта при дыхании.

В таких случаях мы видим (в отличие от рассмотренных выше) покровительственные признаки, которые скрывают от жертвы наиболее опасную часть тела ее врага. Локальные изменения цвета у каракатицы *Sepia officinalis,* описанные Холмсом, реализуют по существу тот же принцип. Когда каракатица маневрирует, чтобы принять положение, удобное для нападения на добычу, по щупальцам и голове пробегает изумительная гамма цветов. Холмс предположил, что эта игра цветов отвлекает внимание от длинных втяжных щупалец, которые внезапно выбрасываются с быстротой молнии из карманов, расположенных внутри внешнего кольца из восьми коротких щупалец, по которым пробегают меняющиеся цвета. «Ибо впечатление движения, создаваемое цветовыми волнами, гораздо сильнее привлекает внимание, чем движение, связанное с появлением щупалец» [269].

ПРИЗНАКИ, ПРИВЛЕКАЮЩИЕ ВНИМАНИЕ ЖЕРТВЫ К САМОЙ ОПАСНОЙ ЧАСТИ ТЕЛА ХИЩНИКА

От только что рассмотренных случаев остается лишь один шаг до локальных приманивающих структур, обманно предлагающих жертве нечто привлекательное. Например, в добавление к только что упомянутой криптической бахроме, морской чорт *Lophius piscatorius,* имеет на голове также «удочку» и «приманку*, представляющие модификацию первого луча спинного плавника, который расположен впереди на морде, удлинен, гибок и несет на конце плоский, похожий на флаг, придаток. Колебания его привлекают внимание мелких прибрежных рыбок, которыми питается морской чорт.

Родственные морскому чорту рогатые удильщики глубоких вод также обладают приманивающими аппаратами, часто, как у *Lasiognathus saccostoma,* удивительно сложного строения. Они состоят у этого вида из крепкого удилища, длинной лесы, крючков и приманки. Последняя, поскольку она приспособлена к вечной тьме глубин, обычно «принимает форму лампочки различных размеров, которая может произвольно светиться и, действуя как фонарь, влечет других рыб к гибели» [446].

Хорошо известно, что свет привлекает морских животных, например амфипод, креветок и рыб. Этот факт нашел научное применение, повидимому, впервые использованное в 1884 г. Несколькими годами позже Хердмен [239] определенно доказал, что яркий свет привлекает свободноплавающих животных. Ночью на глубину 5,5 *м* были опущены две буксируемые сети: одна с батареей ламп у входа, а другая неосвещенная. Когда через полчаса сети вытащили, первая содержала богатый улов организмов, в особенности ракообразных, тогда как контрольная сеть была почти пустой.

Интересно, что некоторые рыбы-звездочеты имеют около рта приманку. Норман пишет о средиземноморском виде *Zaleoscopus tosae:* «Временами он выпускает изо рта маленькую красную нить — перепончатый выступ нижней челюсти. Эта нить движется по песку, ползает, извивается, сокращается и вытягивается, короче говоря, полностью имитирует движения маленького червя».

Второй вид, с побережья Западной Африки, использует для такой же цели широкий белый прозрачный лоскут [4461.

Среди пресмыкающихся некоторые черепахи обладают специально видоизмененными выростами, выполняющими, как полагают, сходную функцию. В реках Бразилии обитает крупная черепаха, так называемая матамата *(Chelys fimbriata),* ведущая скрытый, донный образ жизни. Шероховатый панцырь, широкая сплющенная голова и необычайно длинная, складчатая по бокам шея делают ее хорошо снаряженной для подкрадывания и засад. Вокруг рта и под шеей этого уродливого существа расположен ряд тонких красных нитей, уплощенных и мясистых. По Дитмарсу, некоторыми из нитей черепаха может произвольно двигать [146!, в то время как более тонкие из них колеблются при каждом движении воды. Их яркая окраска, червеобразная форма и движения, несомненно, служат приманкой для рыб и лягушек.

Аналогичный пример представляет грифовая черепаха *(Macrochelys temminckii),* очень крупная форма, окрашенная в цвет ила и живущая в реках Северной Америки. Дитмарс [146] указывает, что грязно-желтая голова и панцырь прекрасно соответствуют мутным, кофейного цвета, водам нижнего течения Миссисипи, где эти пресмыкающиеся лежат неподвижно на дне, подстерегая неосторожных рыб. Этот вид также подманивает жертву, используя в качестве приманки особый придаток, отходящий от внутренней части нижней челюсти, вблизи языка. Дитмарс пишет: «Это хорошо развитая мясистая нить белого цвета,, отличающаяся от желтоватых ротовых частей ж напоминающая крупную личинку... Но еще более поразительна способность рептилии двигать этим придатком так, что он как бы ползает по маленькому кругу» [143].

По Пайкрафту [532], хвосты молодых особей у некоторых ямкоголовых змей *(Crotalinae),* например, медноголовой змеи *(Ancistrodon contortrix),* водяной мокассиновой змеи *(A. piscivorus)* и лабарии *(Bothrops atrox),* используются для этой же цели. У молоди этих видов последние два-три сантиметра хвоста окрашены в яркий желтый цвет. Когда особям в неволе давали пищу, можно было наблюдать, как они извивались и вертели кончиком хвоста, создавая этим общее обманчивое сходство с червем или личинкой, вполне могущее оказаться непреодолимой приманкой для ящериц, лягушек и жаб.

Бекхем (см. Килер [305]) описал факт, который представляется великолепным примером локальной приманивающей окраски у птиц. Он пишет о королевском тиранне *(Tyrannus tyrannus):* «Несколько лет назад в мае я наблюдал эту птицу сидящей на ветви цветущего грушевого дерева, вокруг которого летало множество пчел. Много раз я видел, как птица, не покидая своего насеста, ловила насекомых, быстро поворачивая голову и хватая их клювом. Мое внимание было сильно возбуждено, когда я заметил, что многие пчелы, казалось, летели прямо на птицу; большинство, повидимому, пугалось, подлетев близко, и меняло направление, но лишь очень немногим из них удавалось спастись. Во время этой ловли оранжево-красный хохол был выставлен напоказ, птица держала его поднятым вертикально, и, несомненно, его можно было принять за цветок[1]».

Этот же автор упоминает о сходном случае, наблюдавшемся Шттингом в Никарагуа, когда мухоловка *Muscivora mexicana,* сидя на ветке, покачивала своим своеобразным и ярким веерообразным хохолком наподобие цветка, колеблемого легким ветерком, и таким образом привлекала к себе насекомых.

Примером среди беспозвоночных может служить небольшой, живущий у британских берегов краб *Hyas coarctata,* образ жизни которого наблюдался Диксоном [151]. В этом случае маскировка тела искусственная. Краб одевается пучками водорослей, кораллин, морских лилий или с помощью иного материала, пока снаружи остаются одни только розовые клешни. Одетый в такой костюм, тихо колыхаясь в гуще водорослей, он приманивает и хватает мелких рыбок, привлеченных в зону досягаемости его ярко окрашенных клешней. Наблюдения за действием подобных приыанок, к сожалению, слишком редки, и поэтому я полностью приведу интересное описание Диксона: «Через несколько дней после получения *Hyas* мы поместили в аквариум несколько бычков. Любопытство этих маленьких рыбок было сразу возбуждено красными с белым кончиками клешней, движущимися среди зарослей гидроида *Sertularia,* и бычки подплывали, чтобы посмотреть на столь интересное явление. Но едва только бычок попадал в пределы досягаемости, *Hyas* внезапно сжимал все свои вытянутые ноги,

как пружину капкана, и обычно успевал поймать несчастного бычка, который немедленно проталкивался головой вперед в рот своего прожорливого врага. Один *Hyas* за неделю поймал и съе i четырнадцать бычков. Мы поэтому полагаем, что гладкие клешни с бело-красными кончиками, вершины которых никогда не маскируются декорациями, выставляются крабом наружу и качестве своеобразной приманки и что их ритмическое движение делает приманку более привлекательной. Само собой разумеется, что поимка рыбы весьма облегчается маскировкой краба, становящегося почти незаметным в окружающей его среде».

Особый случай представляют собой некоторые паразиты кишечного тракта, которым для завершения жизненного цикла надо быть проглоченными хозяином-позвоночным. Сосальщик *Distomum macrostomum (Leucochloridium paradoxum)* встречается во внутренностях черноголовых славок, воробьев и других воробьиных птиц. Яйца, выходящие наружу с экскрементами птиц, рассеиваются по листьям и траве. Если яйца проглатываются улиткой *Succinea putris,* то они развиваются дальше, и в кишечнике улитки из них выходят маленькие активные личинки. Пройдя сквозь стенки пищеварительного тракта, личинки проделывают метаморфоз и быстро растут, пока не проникнут в печень улитки, где образуют бесформенные спороцисты. Веточки этих спороцист, прорастающие в голову, расширяются в щупальцах улитки в лопасти. Они становятся чрезвычайно заметными, сильно расширяясь, опоясываясь зелеными и белыми полосами и оканчиваясь киноварными вершинами. Более того, они становятся подвижными и часто пульсируют. Короче говоря, эти веточки привлекают внимание птиц, которые клюют щупальца улитки, а с ними и зрелые ветви спороцисты, содержащие большое число молодых сосальщиков. Весьма любопытно, что взрослая птица иммунна к заражению и переваривает сосальщиков, но если щупальца поедаются птенцом, то молодые сосальщики выходят в кишечник и заканчивают свое развитие. Таким образом, здесь перед нами тип приманивающей окраски, аналогичный обычной в растительном царстве демонстрации ярких плодов, ибо ее функция заключается не в привлечении жертвы поддельной приманкой, но в подкупе хищника настоящей пищей. Примечательно также, что и здесь для привлечения птиц служит красный цвет.

ПРИЗНАКИ, ПРИВЛЕКАЮЩИЕ ВНИМАНИЕ ХИЩНИКА К САМОЙ ОПАСНОЙ ЧАСТИ ТЕЛА ЖЕРТВЫ

Окраски, о которых я здесь могу упомянуть только очень кратко, функционально относятся к предостерегающему (апосематическому) типу, который уже рассматривался *в* подробностях. Однако здесь следует рассмотреть некоторые частные случаи

апосематической окраски, поскольку они имеют локальную направляющую функцию. В предыдущем разделе мы рассматривали животных, обладающих локальными, хорошо заметными отметинами, назначение которых *подманивать добычу к наиболее опасной части тела хищника.* В этом разделе нам предстоит рассмотреть случаи совершенно противоположного типа, т. е. животных, обладающих локальными, хорошо заметными признаками, назначение которых *предостерегать хиитика, привлекая его внимание к наиболее опасным частям тела жертвы.*

Пример этого —• морской дракон *(Trachinus vipera),* у которого близ окрашенного в интенсивный черный цвет спинного плавника располагаются два очень ядовитых шипа. Другой пример — рыба *Nepatus achilles,* у которой на общем черном фоне контрастно выделяется алое пятно вокруг хвостового шипа. В этих случаях локализованная демонстрация сочетается с локализованным вооружением, так что демонстрация привлекает внимание к оружию.

Гарстанг обратил внимание на направляющую функцию чрезвычайно заметных и в высшей степени отвратительных на вкус бугорков некоторых голожаберных моллюсков из сем. *Aeolidae,* например *Facelina coronata* и *Aeolis alderi.* В этом случае яркая окраска ограничивается бугорками, которые не только несъедобны из-за прием'тствия жгучих нематоцист, но легко отделяются от тела и способны регенерироваться до нормальных размеров за два-три дня. Гарстанг считает их полезными, так как они облегчают отпугивание врагов и, кроме того, дают моллюскам добавочный шанс на спасение [201]. Этот взгляд подтверждается тем, что моллюск при прикосновении втягивает голову внутрь, в то время как бугорки «выходят из своего покоящегося положения и сильно выступают, подобно иглам дикобраза» [2021.

Другие случаи подобного рода мы встречаем у актинии *Actinia equina,* где интенсивно синие пятна у основания щупалец сочетаются с батареями нематоцист [174], и у морского червя-теребеллиды *Polycirrus aurantiacus,* оборонительные щупальца которого начинают ярко фосфоресцировать, когда животное раздражено, а также у гусениц различных волнянок, с их защитными спинными щетками или «кистями», окрашенными в яркие цвета — белый у *Orgyia gonostigma,* черный и белый у *Dasychira jascelina,* желтый у краснохвоста *(D. pudibunda), Laelia coenosa* и обыкновенного кистехвоста *(Orgyia antiqua).* Эти кисти выдаются над телом, легко отделяются и оказывают на врага отпугивающее действие. Во всех этих случаях в одном и том же органе сочетаются и психологическая демонстрация, назначение которой — предотвратить нападение, и физическое оружие, назначение которого — отразить нападение. Во всех случаях наиболее заметная часть тела животного одновременно наиболее опасна или неприятна.

Много лет назад Маршалл [395] высказал предположение, что светлые пятна у вершины надкрылий многих жужелиц *(Carabidae)* имеют направляющую функцию. Такие жуки защищаются, выбрасывая из анальноl о отверстия очень едкие жидкости. У более мелких видов такой залп позволяет насекомому временно дезориентировать врага и дает ему возможность спасения. При этих условиях очевидна важность того, чтобы атака врага была направлена на заднюю часть тела.

Более крупные виды, принадлежащие к роду *Anthia,* чрезвычайно заметны; у некоторых, например у *Anthia sexguttata,* задние пятна могут также иметь некоторую направляющ} ю функцию. По Маршаллу, *Anthia* принимают при тревоге очень характерную позу, высоко подымая на ногах заднюю часть тела так, что жидкость может быть выбрызнута вверх. Он пишет: «Их едкий секрет очень действенен и вызывает сильное ощущение жжения, если попадает на кожу лица или ладоней. Поскольку он может быть выброшен на расстояние 1—1,5 *м,* то даже враг, знакомый с этим средством защиты, будет хватать насекомое с большой осторожностью».

Наконец, имеется ряд случаев, когда орган обороны специально демонстрируется перед врагом или соперником; так, например, мандриллы и многие хищные скалят зубы, дикобраз подымает иглы, а восточноафриканский краб *Sesarma meinerti* выставляет вперед клешни [108].

ПРИЗНАКИ, ПРИВЛЕКАЮЩИЕ ВНИМАНИЕ ХИЩНИКА К МНИЛО ОПАСНЫМ СВОЙСТВАМ ЖЕРТВЫ

Случаи, подобные упомянутым выше, подводят нас к другим, когда направляющие окраски символизируют опасные свойства, на самом деле отсутствующие. Мы переходим теперь от предостерегающих (апосематических) сигналов к сигналам ложнопредостерегающим (поевдоапосематическим); из области предупреждения — в область обмана.

Устрашающие маски, важнейший признак которых составляет пара блестящих глазчатых пятен, встречаются у множества насекомых, принадлежащих к самым различным группам. Хингстон [265] дал живое описание некоторых примеров, найденных среди живущих в лесах насекомых Британской Гвианы. Один из них —жу к-щитоноска *Pseadomesomphalia contubernalis:* плоское, широкое черное насекомое, надкрылья которого украшены двумя яркожелтымтя глазчатыми пятнами, у живого насекомого выглядящими, «как внимательно всматривающиеся желтые проницательные глаза с черными зрачками». Другой пример —• долгоносик *Heilipus ocellatus,* каждое надкрылье которого несет яркое глазчатое пятно в виде овального яркожелтого кольца,

окаймляющего бархатистый черный участок. Третий пример — прямокрылое *Ommatolampis perspicillata,* зеленая нелетающая форма, большая часть каждого из рудиментарных крыльев которой занята мишенеподобным рисунком с заметным черным «яблочком» и желтым краевым ободком.

Примечательно, что у каждого из этих насекомых — листоеда, долгоносика н прямокрылого — возникли одинаковый очень яркий рисунок и приковывающая внимание система окраски^

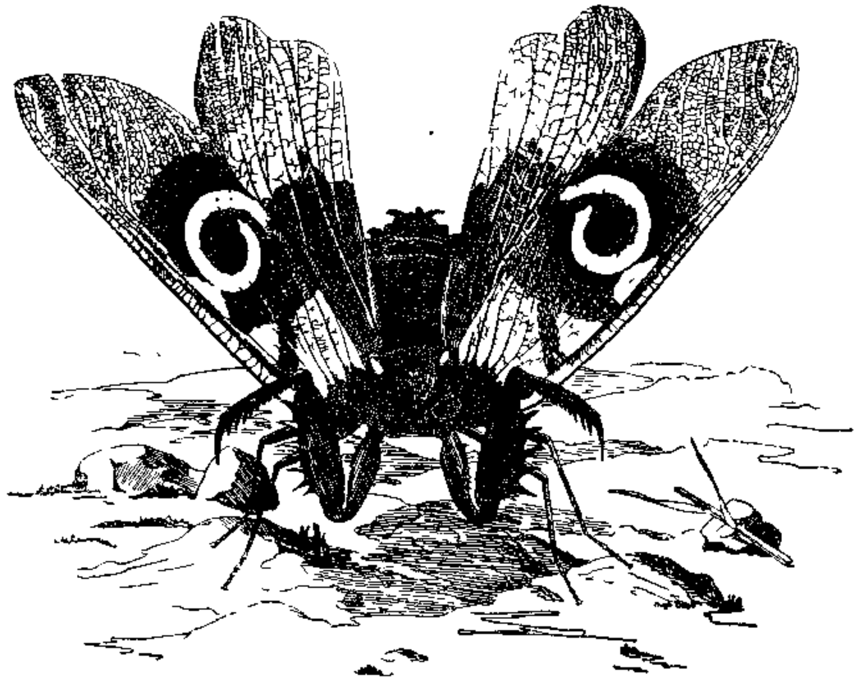


Рис. 76. Предостереыющая демонстрация у боюмэла *Pseudocieobotra wahlbei gi.*

Как пишет Хшггстон. «В каждом случае черный зрачок глядит из желтой радужины». Идентичные рисунки встречаются и у других форм, например у некоторых уже упоминавшихся гусениц, где окраска тесно связана с инстинктивной реакцией демонстрации, действие которой на врагов достаточно ясно указывает на ее отпугивающую функцию. Эффект таких глазчатых пятен, несомненно, окажется различным в отношении различных врагов: для одних он может служить лишь обычным, хотя и ярким предупредительным сигналом, другие примут его за глаз позвоночного.

Наконец, имеются расцветки, иногда вызывающе заметные и яркие, функция которых заключается в том, чтобы встревожить или отпугнуть врагов путем мимикрии. Эффект их зависит от грубого, иногда карикатурного сходства, напоминающего страшного врага. Наиболее замечательны, несомненно, те примеры, когда устрашающие элементы принимают форму мнимых глаз, которые в самых действенных случаях обладают увеличенными размерами, яркой окраской и внушают страх. Некоторые случаи этого рода уже упоминались в разделе, посвященном предостерегающим демонстрациям, таковы глазки на передних крыльях богомола *Pseudocreobotra aahlbergi* (рис. 76), на задних крыльях глазчатого бражника *(Smennthus ocellatus)* и на передних сегментах гусениц, например *Leucorhampha* и *Chaerocampa* (бражники) и *Prepona (Nymphahdae).*

В своих интересных работах о млекопитающих и птицах Хишстон [266] рассмотрел значение настоящего глаза позвоночною в качестве средства отпугивания. Учитывая почти безграничное разнообразие предметов, внешний вид которых симулируется разными животными в целях защиты посредством маскировки, предостережения, обмана или подражания, неудивительно, что из всех возможных рисунков именно глаз приобрел особое значение в качестве важного элемента маскировки. Прежде всего, по своему рисунку и окраске глаз обладает такими свойствами, которые, по разобранным выше причинам, о5еспсчивают максимальную заметность Такая конфшурация прямо создана для демонстрации в ее типичном выражении. Кроме того, такие рисунки действительно характерны для глаз многих позвоночных, причем, повидимому, они типичны для хищных или хорошо защищенных форм, как кошки среди млекопитающих, совы, дневные хищные и попугаи среди птиц.

Среди различных устрашающих «глаз» насекомых, быть может, нет ничего более замечательного, чем ложные глаза на нижней поверхности задних крыльев некоторых бразильских бабочек, принадлежащих к роду *Cahgo* Здесь, как можно видеть на фото 34, внешность достигает высокой степени совершенства. Эти крупные и красивые бабочки напоминают своим: сумеречным образом жизни ночны\ насеколшл, летая по лесу и кормясь в сумерках.

Каждый, наблюдавший насекомое с его удивительными мерцающими глазчатыми пятнами, не может не поразиться их красоте, их общему обманчивому сходства с глазами некоторых крупных позвоночник, например совы Наличие других аналогичных случаев и наблюдений позволяет предполагать, что два «пристально глядящих* глазчатых пятна принимаются в сумерьах насекомоядными птицами *ч* мчекопитающимп за нечто таьое, с чем лучше не сталкиваться

Возможно, что к этой же категории относятся и некоторые полужесткокрылые из рода *Laternaria* (группа *Fulgondae),* тоже из Южной Америки. Передняя часть их головы вытянута в большой полый отросток, имеющий отчетливое внешнее сходство с головой аллигатора — сходство, нашедшее свое выражение в названии «змея-аллигатор», под которым это создание известно среди индейцев. Сходство распространяется на множество независимых деталей строения, включая носовой вырост спереди, большой ложный глаз сзади, который несет белую отметину, симулирующую блик света, отражающийся от глаза, и ложные зубы, изображенные не только окраской, но и рельефом. Предполагаемая устрашающая функция этой замечательной маски, которая изображена на фото 33, *2,* подробно рассмотрена Наультоном [5111. Случаи, подобные этому, составляют переход и смыкаются с настоящей мимикрией, которая будет подробно рассмотрена в последующих главах.

Из сказанного ясно, что различные категории явлений, разобранные выше, обладают некоторыми общими характерными признаками. Во всех случаях рисунок бросается в глаза, локализован на определенной части тела и имеет направляющую функцию. К этим признакам надо добавить теперь четвертое свойство, характерное, по меньшей мере, для большинства случаев. Мы видим здесь нечто большее, чем простую заметность. Приспособления основываются на локализованной демонстрации — своего рода вывеске или мишени, которая привлекает глаза хищника или жертвы. Но налицо и дополнительный элемент — элемент *обмана.* Эти рисунки-мишени и ярко окрашенные поверхности, эти бросающиеся в глаза особи, привлекающие внимание движения и другие признаки предназначены для обмана, запугивания, дезориентации или отвода глаз врагов или добычи. Иногда создается видимость того, чего на самом деле нет, иногда прячется то, что есть на самом деле, иногда маскируется внешний облик животного; иногда камуфлируется ею поведение; иногда скрывается его местопребывание.

В природе такой обман неизбежно приводит к ошибкам — ошибкам в направлении, ошибкам в опознании, ошибкам в поведении — ошибкам, за которые либо хищник, либо жертва расплачиваются смертью или голодом.

ПРИМАНИВАНИЕ II МИМЕТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО

Глава 25

ПРИМАНИВАЮЩАЯ ОКРАСКА

Раздел «Специализованное сходство» мы посвятили животным, которые обеспечивают себе безопасность или средства к существованию обманчивым сходством с разного рода природными предметами, которые не всегда бывают заметны. За этим следовал разбор заметных, но локализованных на определенной части тела животного окрасок, имеющих направляющую функцию.

Мы переходим теперь к категории окрасок, которые одновременно и демонстрир}ют и маскируют животное в целом. Такие животные «плавают под ч}жим флагом» и этим обманывают врага или добычу относительно своей сущности, заставляя предполагать в них нечто отталкивающее для врагов или нечто привлекательное для жертвы.

Поэтому обманчивые демонстрации этого рода имеют два основных назначения. Они могут служить для заманивания в засаду ничего не подозревающей добычи или дезориентировать хищника в отношении истинной природы жертвы.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОСТОРОННЕЙ ПРИМАНКИ

Многие пауки обитают на лепестках цветков, подстерегая там насекомых — посетителей этих цветков. Виды, для которых характерен такой образ действия, обычно более или менее хорошо гармонируют с внешностью цветка, составляя как бы его естественную часть и используя привлекательность цветка для собственной цели.

Сообщества, образуемые таким образом цветком и членистоногим, очень любопытны. Оба члена их сами по себе заметны в природе, но на цветке па}к скрыт как от хищников, так и от жертвы, тогда как последняя одновременно приманивается как к своей пище — нектару, так и к хищнику— пауку.

Thomisus citreus — кремово-белый паук, брюшко которого по форме и окраске напоминает нераспустившиеся цветочные батоны черной калины, *Viburnum lantana,* а пища состоит из насекомых,

посещающих эти цветы, среди которых он и устраивает засаду [646]. Такие сл)чаи довольно обычны. Мы >же упоминали о гармонирующих по окраске с цветами пауках рода *Mismnena.* На Люсоне, в Машшле, Мортенсен встретил белого паука с желтыми ногами, сидевшего в белом цветке с желтыми тычинками, где, как говорит Мортенсен, паука было очень трудно заметить [417].

Строго говоря, нельзя сказать, что такие пауки обладают приманивающей окраской, ибо они не изображают приманку, а лишь «берут ее взаймы». Таким образом, этот способ — способ заимствования приманки. К той же категории относятся примеры, подобные бело-зеленым богомолам, найденным Алькоком [2] в больших бело-зеленых цветах *Pancratium* в Индо-Китае. Он пишет: «Окраски насекомого и цветка столь точно совпадали, что если бы я случайно не вытряхнул богомола из его засады, где он сидел в нкидании добычи, подобно пауку, то никогда не заметил бы его».

СПЕЦИАЛИЗОВАННАЯ ПРИМАНИВАЮЩАЯ ОКРАСКА

Такие случаи подводят нас к другим, когда функция сходства заключается в приманивании; где, иными словами, приманку представляет само животное, а не посторонний предмет, в котором скрывается хищник.

Аннандаль [7] дает живое описание приманивающей внешности похожего на цветок богомола *Hymenopus bicornis* из Малайи — редкого и своеобразного существа, форма, цвет и связь которого с кустарником *Melastoma polyanthum* являет собой один из наиболее убедительных и замечательных примеров инстинкта приманивания, известных доныне. На стадии нимфы насекомое окрашено в бледнорозовый и жемчужно-белый цвета, «Вся поверхность туловища и уплощенные расширения бедер двух задних пар ног имеют ту же опалесцирующую, немного напоминающую кристалл внешность, которая у цветочных лепестков обусловлена чисто структурным расположением пузырьков жидкости или nj - стых клеток». Лепестки *M. polyanthum,* на которых был найден боюмол, такого же розового цвета, а листья имеют тот же оттенок зеленого цвета, что и расчленяющая полоса, пересекающая грудь животного.

На утро после поимки богомол был посажен на воле, вблизи большой ветви *Melastoma.* «Он решительно направился к ветви, на ходу раскачиваясь всем телом из стороны в сторону, и начал взбираться по одной из веточек. Однако на этой веточке были лишь зеленые бутоны и незрелые плоды. Когда богомол дошел до верхушки веточки и не нашел цветков, он в течение нескольких секунд оставался неподвижным, а затем повернулся, enj стилен вниз все такой же раскачивающейся походкой и начал карабкаться на другую ветвь. Но и на этой не оказалось цветков.

Богомол спустился с нее и поднялся на третью ветвь, увенчанную большой гроздью вполне распустившихся цветной. К ним он и прицепился коготками двух задних пар ног. В течение нескольких минут он оставался соверпт°нно неподвижным, а затем начал раскачиваться из стороны в сторону, как делал это на ход}».

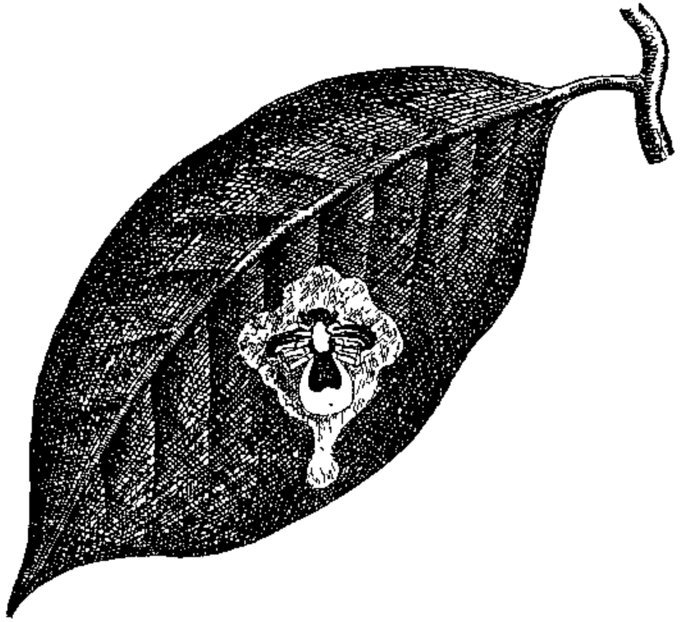
«Почти сразу же после того, как богомол устроился на соцветии, на одну из его задних ног села небольшая темная муха вида, очень часто встречающегося на цветках *Melastoma polyanthum.* К ней скоро присоединились и другие, повидимому того же самого вида. Они без всякого разбора садились на лепестки цветков и на туловище и ноги богомола. Тут-то и стало ясно значение черного пятна на кончике брюшка богомола, потому что на расстоянии около метра было невозможно отличить это пятно от одного из мелких двукрылых иначе, как по симметричному расположению. Богомол не делал попыток ни отогнать, ни поймать мушек, так как его движения скорее привлекали, чем отталкивали их. Вскоре на соцветие в пределах досягаемости хватательных ног хищника село более крупное двукрылое размером с обычную домашнюю муху. И тут богомол немедленно оживился; муха была схвачена, разорвана на куски и проглочена».

. Описанное явление было бы достаточно любопытным даже в качестве единичного факта. Но это не единичный случай. Тонкое искусство приманивания некоторых пауков во многих чертах еще более замечательно. Чрезвычайный интерес представляет сообщение Форбса [180] о внешности и инстинктах паука *Ornithoscatoides decipiens,* найденного им на западной Яве. Я приведу его описание обстоятельств обнаружения и приемов обмана.

«Напрасная охота за одной из крупных, величаво парящих бабочек из рода *Hestia* завела меня в заросль колючего *Pandanus horridus* к ущербу для моей одежды и хорошего настроения, когда на кусте, мешавшем моему дальнейшему продвижению, я увидел бабочку-толстоголовку (сем. *Hesperidae),* сидящую на листе, на птичьем помете. Я осторожно приблизился подняв сачок, чтобы посмотреть, если удастся, чем занимается эта бабочка. Она позволила мне подойти совсем близко и даже схватить себя пальцами, однако, к моему изумлению, часть ее тела так и осталась на месте, прилипнув, как я подумал, к экскрементам... Я внимательно вгляделся и, наконец, тронул помет кончиком пальца, чтобы узнать, клеек ли он. К моему крайнел!у удивлению сказалось, что я был обманут и что помет оказался на самом деле удивительно окрашенным пауком, который лежал на спине, скрестив ноги и тесно прижав их к телу.

Вид помета, недавно оставленного на листе птицей или ящерицей, хорошо известен. Его центральная и более плотная часть имеет чистобелый, меловой цвет, она листами исчерчена черными жилками и окружена тонким краем подсохшей более жидкой

части, которая, поскольку положение листа редко бывает горизонтальным, обычно немного стекает к краю. Этот паук, принадлежащий к семейству *Thomisidae,* обладает бугорчатым,толстым и выпуклым брюшком и имеет в основном белую окраску. Нижняя сторона, выставляемая наружу, имеет мелово-белый цвет, тогда как нижние части первой и второй пар ног и пятна на головогруди и брюшке совершенно черные.



Р н с 77 Па}к *Omithoscaloides decipiens;* паук и паутина"; имитируют птичий поме г. (По Форбсу)$_d$

Этот паук не плетет паутины обычного типа, а только сооружает на поверхности какого-нибудь торчащего темнозеленого листа тончайшую пленку неправильной формы, вытянутую к понижающейся стороне листа в узкий язык со слегка утолщенным концом. Затем паук ложится на спину на этом неправильном, описанном мною пятне, удерживаясь на месте с помощью нескольких сильных шипов на верхних сторонах бедер передней пары ног, которые он поддевает под пленку, а остальные ноги скрещивает на груди. Таким образом, спокойно сидя, он своим белым брюшком и черными ногами воспроизводит центральную часть экскремента, тогда как окружающая его тонкая паутинная пленка изображает окаимляющую подсохшую водянистую часть, включая несколько вытянутую полоску с утолщением на конце, изображающую оттекшею и застывшею каплю (рис. 77). В этом

" положении он уверенно поджидает свою добычу —живая приманка, столь искусно устроенная, что может обмануть даже внимательно рассматривающего ее человека».

Тот же натуралист впоследствии встретил второй экземпляр этого интересного вида пауков и снова был обманах их необычайным приспособлением. Он говорит: «25 июня 1881 г. в лес} близ деревни Лампар, на берегах реки Моези (Суматра), довольно рассеянно глядя на кусты перед собой, я вдруг сообразил, что мои глаза остановились на листе, испачканном птичьим пометом. Как странно, подымал я, что мне ни разу не попалось другого экземпляра любопытного паука, встреченного мною на Яве и имитировавшего как раз такое пятно! Размышляя так, я сорвал лист за черешок и довольно равнодушно глядел на него несколько мгновений, вспоминая, как точно тот паук подражал природе. И вот, к своему удивлению, я обнаружил, что поймал второй экземпляр, хотя имитация была столь совершенна, что я в течение некоторого времени действительно не понимал, в чем дело. Паук не делал ни одного движения, пока я срывал и вертел в руках лист, и только тогда, когда я положил на него кончик мизинца, я почувствовал, что это паук, так как он, не двигаясь с места, всадил свои челюсти в мой палец...» [179]. Заслуживает внимания, что и в этом случае паук сидел посередине маленького неправильного паутинного коврика, который своим узким языком, идущим к склоненному вниз краю листа, точно изображал более жидк}ю часть помета, вплоть до стекавшей части с утолщенной каплей.

Этот пример весьхма интересен. Он показывает, как форма, окраска, поза и инстинкт, сочетаясь, создают иллюзию; как, более того, паук дополняет свою собственную внешность сооружением, в совершенстве подражающим имитируемому предмет}. Важная черта обманчивой внешности — неправильная форма паутинного коврика, на котором располагается паук, так что маскарад совершенствуется благодаря асимметрии мншмого помета. Факт асимметрии тоже заслуживает внимания, поскольку подражания такого рода, как бы ни были они разработаны и точны во всех мелочах, кажутся менее правдоподобными, если имеют симметричную форму.

Другой близко родственный паук, *Phrynarachne rothschildae,* довольно сходный по образу жизни и внешнем:} виду, был найден Ротшильдом на Цейлоне 1484].

Глава 26

МИМИКРИЯ. СВОЙСТВА ИМИТАТОРА

Явления мимикрии составляют важную и исключительно интересную, хотя и несколько противоречивую главу нашего исследования, в которую входят некоторые из наиболее поразительных проявлений окраски животных. Теория, что мимикрирующие виды выигрывают от поверхностного обманчивого сходства с моделью, либо опасной, либо несъедобной для естественных врагов имитатора, или же с моделью, которой не боится и которой не избегает добыча имитатора, всецело покоится на предпосылке о правильности теории предостерегающей окраски, ибо животные, служащие в качестве[моделей, сами, как правило, окрашены предостерегающе. Мы уже разобрали подробно и со многих сторон проблему предостерегающей окраски, и нам нет необходимости долго останавливаться на ней здесь. Ниже я приведу некоторые факты, прямо или косвенно освещающие природу и приспособительное значение мимикрии.

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ КРИПТИЧЕСКИМ И МИМЕТИЧЕСКИМ СХОДСТВОМ

Теорию мимикрии часто критиковали за то, что она якобы представляет попытку объяснить особую категорию явлений, созданную кабинетными натуралистами, одаренными пылким воображением или чрезмерно увлекающимися, которые наслаждаются открытием «миметических» сходств у своих музейных экземпляров. Кроме того, слишком часто этот вопрос обсуждался на основе очень ограниченного материала, взятого из одного лишь отряда насекомых — чешуекрылых, в котором впервые было обнаружено и описано это явление. К сожалению, действительно, теория, охватывающая столь широкую область жизни животных, в ранний период своего существования ограничивалась почти исключительно одними чешуекрылыми.

Много лет назад Паультон писал: «Я думаю, что это ограничение исследований одной небольшой группой, где часто наблюдаются миметические сходства, и явилось в значительной мере причиной отказа от теории естественного отбора и поводом к ее замене другими предположениями».

Каждый ознакомившийся с известными ныне данными понимает, что явления мимикрии ни в коем случае не изолированы

и не ограничены узким кругом фактов. Наоборот, они занимают свое место в общем огромном арсенале фактов, охватывающих всю область приспособительной окраски, и составляют часть этих фактов, касаются ли они окраски покровительственной, демонстративной или обманчивой, служит ли она для обороны или нападения, предостережения или запугивания, для подстерегания в засаде или приманивания.

Паультон постоянно подчеркивал единство мимикрии и других типов приспособительного сходства. В 1898 г. он оформулировал соотношение между покровительственным сходством и защитной мимикрией следующим образом: «В первом случае животное прячется, подражая какому-нибудь предмету, не представляющему интереса для врага. Во втором случае животное становится заметным, подражая предмету, который хорошо известен врагу и избегается им» [500].

Соотношение это прекрасно иллюстрируется несколько неожиданным примером — приспособительной окраской птичьих яиц, где мы встречаемся с двумя крайними формами общего криптического сходства и сходства агрессивно-миметического. Так, яйца многих куликов и кукушек имитируют, соответственно: первые — общий фон среды, а вторые — яйца птиц, в гнезда которых они откладываются. В обоих случаях это сходство предотвращает уничтожение яиц: в первом — потенциальными хищниками, во втором — хозяевами.

Более того, рассматриваем ли мы явления приспособительной окраски с точки зрения объекта подражания или же с точки зрения функционального значения сходства, можно найти все переходы от криптической окраски к миметической, и при этом в различных группах животных. Среди рыб, например, мы встречаем виды, напоминающие гравий, водоросли, листья, кишечнополостных и морских змей. Если подойти к вопросу с иной точки зрения, системы окрасок могут служить для защиты, как у камбалы *(Pleuronectes)* или бычков *(Cottus)*; для подстерегания в засаде, как у скатов *(Raja)* или звездочета *(Astrosccpus)*; для медленного приближения, как у панцырной щуки *[Lepidosteus)* или *Monocirrhus;* для приманивания, как у морского чорта *[Lophius)* или *Lasiognathus;* для предостережения, как у морского дракона *(Trachinus vipera),* или для ложного предостережения, как у морского языка *(Solea vulgaris).*

И как можем мы сказать, где начинается мимикрия и кончается маскировка, сталкиваясь со столь великолепным рядом функций, как у пауков? Многие из них критичны и напоминают кору, лишайники или стебли травы. Другие критичны и изображают части цветков, в которых прячутся. Но здесь окраска играет и другую роль: она позволяет подстерегать в засаде. Некоторые пауки изображают помет птицы — тип маскарада, который должен рассматриваться как приманивающий. Другие имитируют голову мертвого муравья и становятся таким образом в известной степени миметическими формами. Очень многие в общем сходны с живым муравьем ы представляют примеры настоящей защитной или агрессивной мимикрии. Наконец, некоторые пауки сами предостерегающе окрашены, хорошо защищены и становятся таким образом потенциальными моделями для мимикрии.

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ БЭТСОВСКОЙ II МЮЛЛЕРОВСКОЙ МИМИКРИЕЙ

В случае бэтсовской мимикрии относительно редкий съедобный и незащищенный вид маскируется, подражая многочисленному, относительно несъедобному или хорошо защищенному виду. В случае мюллеровской мимикрии, с другой стороны, различные виды, обладающие апосематическими свойствами и внешностью, приобретают общее сходство друг с другом, благодаря чему они легче опознаются потенциальными хищниками. Таким образом, сходство при бэтсовской мимикрии ведет к *обману* врага, выполняя этим хорошо выражаемую термином Паультона функцию псевдоапосематической или ложно предостерегающей окраски, Мюллеровская мимикрия, напротив, ускоряет *обучение* врага благодаря общности предостерегающей окраски у многих видов. Налицо так называемая синапосематическая или общая предостерегающая окраска. В случае бэтсовской мимикрии имитатор пользуется репутацией несъедобности своей модели, так что хищника обманывает ложное предостережение. В случае мюллеровской мимикрии имитатор обладает той же отталкивающей природой, что и его модель, так что враг бывает проучен и таким образом обучение ускоряется.

Можно отметить еще два различия. Во-первых, поскольку бэтсовская мимикрия основывается на обмане, ее успех зависит от относительной редкости имитатора; другими словами, имитаторы должны быть гораздо малочисленнее своих моделей. В противном случае успешный результат пробы будет поощрять врага к повторным нападениям, поскольку съедобной оказывается бóльшая часть особей, носящих особенно заметный наряд. С этой точки зрения, имитатор злоупотребляет плохой репутацией своей модели, так как его присутствие *ослабляет обучающее значение пробного нападения.* Мюллеровская мимикрия не связана с такими ограничениями численного отношения модели и имитатора, поскольку их эффект заключается в усилении совместного предупреждения. Все представители такой ассоциации апосематичны, и наличие общей предостерегающей демонстративной внешности упрощает хищнику опознавание и *подтверждает неприятные результаты пробного нападения.*

Второе различие относится к точности сходства, которая, как показал Фишер [173], в случае бэтсовской мимикрии должна быть возможно большей, поскольку ее основой является подражание и имитатор должен быть *ошибочно* принят за модель. В случае мюллеровской мимикрии, наоборот, нужно лишь привлечь внимание к неприятным свойствам, общим для большого количества различных видов. Для этой цели достаточно, чтобы окраска видов-имитаторов только *напоминала* модель.

Хотя оба явления получили в теории разные названия — псевдоапосематического сходства и сходства синапосематического, но в природе обе категории явлений отделены не очень резко и разграничить их нелегко. Как уже указывалось, нужно помнить, что термины «невкусный», «несъедобный» и «защищенный» имеют лишь относительное значение и никогда не бывают абсолютными в применении к животным; они меняются для различных хищников или для одного и того же хищника в разное время. И, как указывает Паультон, современные исследования склонны переводить все больше и больше примеров бэтсовской мимикрии в категорию мимикрии мюллеровской. В связи с этим Карпентер пишет: «Псевдоапосематические виды следует искать среди относительно редких представителей немиметических групп, тогда как сходство одной группы в целом с другой обусловлено, вероятно, синапосематической окраской» **[871.**

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ МОДЕЛЬЮ И ИМИТАТОРОМ

Если миметическое сходство (будь то псевдо- ЕЛИ синапосематическое) играет защитную роль, то эффективным оно может быть лишь тогда, когда его носители обитают совместно и подвергаются нападениям в одной и той же местности. Весьма показательно, что мы снова и снова сталкиваемся с тем, что формы, связанные миметическим сходством, обитают в одной и той же географической области и в одних и тех же условиях среды.

Это положение можно иллюстрировать многими примерами, но я приведу лишь один — некоторых индо-малайских бабочек рода *Prioneris,* невидимому, имитирующих бабочек рода *Delias;* в своей работе Дикси [149] установил любопытную связь между парами сходных видов и областями южной и восточной Азии и прилежащих островов, где они встречаются. Он указывает, что нет ни одного представителя рода *Prioneris,* который не подражал бы виду рода *Delias.* И везде пара, состоящая из имитатора и его.модели, обитает в одной и той же области. В Гималаях, Бирме и Индо-Китае *P. clemanthe* и *P. tkestylis* подражают соответственно *D. agostina* и *D. belladonna.* В Южной Индии и на Цейлоне *P. sita* и *D. eucharis* образуют пару, сходство которой

ɔыло описано Уоллесом, как «совершенное». *P. hypsipyle aD. egia-!ea* обладают одинаковым рисунком на Суматре, *P. autothisbe* я *D. crithoe* — на Яве, тогда как на Борнео *P. Cornelia* копирует *D, indistincta.*

ТОПОГРАФИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ МОДЕЛЬЮ И ИМИТАТОРОМ

Изумительный параллелизм, проявляемый видами этих двух родов, может иллюстрировать и другое положение, а именно полное совпадение миметических видов не только по географическому распространению, но и по точному местообитанию и по образу жизни. Например, Дикси приводит наблюдение Фрушторфера, что «*Prioneris* всегда летает совместно с *Delias* и отдыхает, сложив крылья совершенно так же, как и она, на красных цветах *Lantana*».

Равным образом в Бразилии и в других местах подражающие муравьям пауки и горбатки *(Membracidae)* обитают совместно с муравьями, которых они напоминают. Мухи, сем. *Syrphidae,* например *Volucella* и *Criorrhina,* подражают шмелям *(Bombus),* гнезда которых они посещают. Пчеловидные ильные мухи *(Eristahs)* часто встречаются на цветах вместе с рабочими пчелами, внешность которых они копируют. Это же справедливо и в отношении миметических видов вообще.

Мимикрия редко наблюдается среди позвоночных, но там, где она встречается, осуществляется тот же принцип. Мы}же говорили о морском драконе *(Trachinus vipera),* насыщенно-черный спинной плавник которого — единственная часть тела, видная, когда рыба лежит, зарывшись в песок, и единственная часть, окрашенная заметно, — поднят и развернут подобно сигнальному флагу, повидимому, для предостережения хищникам.

Камбала морской язык *(Solea vulgaris)* имеет на правом(верхнем) грудном плавнике большое густочерное пятно. В случае опасности рыба ставит этот плавник вертикально и развертывает его так, что он обнаруживает общее сходство с предостерегающим сигналом морского дракона. Мастерман [399] предположил, что здесь мы видим случай мимикрии.

Такое предположение опирается на следующую цепь доказательств: 1) географическое распространение морского языка *Solea vulgans* и его ближайших родичей и морских драконов *(T. vipera* и *T. draco)* почти одинаково; 2) морской язык и морской дракон сходны по своему образу жизни, предпочитая песчаный грунт и прячась в нем; 3) оба вида обитают на одинаковом грунте: молодь морского языка вместе с *T. vipera* -— в прибрежных песчаных 63'хтах, а взрослые вместе с *T. draco* — в более глубоких

водах; 4) при тревоге обе формы одинаково подымают кверху черный плавник, причем у морского языка плавник выставляется под прямым углом к его обычному положению у камбал; 5) грудные плавники других камбал не окрашены в черный цвет и при сходных обстоятельствах не принимают вертикального положения.

ИМИТАТОРЫ СИЛЬНО ОТЛИЧАЮТСЯ ПО ВНЕШНОСТИ ОТ СВОИХ СОРОДИЧЕЙ

Одно из неизбежных последствий миметических связей между систематически далекими организмами — это отклонение внешности имитатора от обычного облика той систематической группы, к которой он принадлежит, и принятие им чужих признаков, свойственных очень отдаленному классу или отряду. Например, некоторые ктыри очень напоминают пчел из рода *Xylocopa* и, таким образом, по внешности очень отклоняются от близкородственных, но не миметических видов: последние стройны, имеют голое тело и узкие прозрачные крылья, тогда как имитаторы имеют широкое и волосистое тело и пигментированные крылья.

Это правило отклонения от типичной внешности группы и перенимания чужих признаков, носящих по существу лишь поверхностный и внешний характер, имеет фундаментальное значение для мимикрии.

То же перенимание чужих признаков мы видим в прозрачных крыльях ночных бабочек, имитирующих перепончатокрылых. И наоборот, в случае перепончатокрылых, подражающих жукам сем. *Lycidae,* обычно бесцветные крылья становятся окрашенными в оранжевый с черным цвета наподобие их модели.

ИМИТАТОРЫ СИЛЬНО ОТЛИЧАЮТСЯ ПО ПОВЕДЕНИЮ ОТ СВОИХ СОРОДИЧЕЙ

Очень важны для доказательства значения миметического сходства многочисленные факты, показывающие, что это сходство обусловлено не только изменением внешности, но и изменением *поведения.*

Имитаторы не только выглядят как их модели, но и ведут себя подобно им. Хотя имитаторы не могут понимать и знать, как они должны себя вести, тем не менее, в силу своих рефлексов и инстинктов, они во всем подражают поведению своей модели. Это и является одной из причин, по которым музейные экземпляры могут проявлять лишь малую долю существующего у миметических видов сходства, которое в природе столь близко, что обманывает даже опытного энтомолога.

Время активности. В связи с этим можно отметить имеющие известное значение факты, касающиеся времени дня, когда летают миметические виды. Мы уже видели, что имитаторы могут совершенно изменять форму, принимая облик, резко отличный от облика их ближайших сородичей. Это расхождение с типичной формой построению часто сопровождается экологическим отклонением поведения от типичного. Это хорошо видно, например, у чешуекрылых. Большинство бабочек из группы *Heteroptera* ведет сумеречный *п:т* ночной образ жизни. Но хорошо известно, что относящиеся сюда виды, например стеклянница-шершневидка *Trochilium (Aegeria) crabroniformis*, летают не по ночам, а днем, когда активны и их модели. Это в общем справедливо и в отношении ночных бабочек, подражающих дневным бабочкам. Таково, например, положение вещей у *Epicopeia polydora* из Ассама, точно имитирующей несъедобную бабочку *Papilio bootes,* а также у различных индийских видов *Amesia* и *Callamesia,* которые имитируют неприятных на вкус синих бабочек из рода *Euploea.*

Спецяализованная активность. Сходство поведения модели и имитатора — это тема, на которую много писали естествоиспытатели, в особенности те, которые обладали знанием природы тропиков. Подражатели не только двигаются, бегают, летают и выполняют другие действия таким образом, чтобы усилить свое сходство с моделями, но, как мы видели, их поведение резко отличается от поведения их немиметических сородичей. Часто именно такое поведение может составлять основу сходства, которое поэтому и нельзя принимать или оспаривать, не производя наблюдений над особями в природных условиях. Уже по одной этой причине исследование музейного материала, если оно не сочетается с полевым изучением, может создать весьма неправильную картину явлений мимикрии.

Зейтц [561] указывает, что сходство бразильского кузнечика *Scaphura nigra* с роющей осой *Pepsis sapphirus* вовсе не бросается в глаза, когда насекомое неподвижно, «но обе формы имеют своеобразное обыкновение пробегать небольшие расстояния с развернутыми крыльями». Бабочка из сем. *Syntomiidae,* принадлежащая к роду *Macгoпeme,* подражающая той же модели, по наблюдениям Зейтца, в полете держит ноги опущенными вниз так же, как это делает оса.

Хорошим примером миметического поведения является европейский жук-дровосек, обыкновенный клит *{Clytus arietis),*— полосатое желто-черное насекомое, быстрые, порывистые движения которого сильно напоминают поведение его модели — осы. Сходным образом и индийский дровосек *Glenea pulckella* был описан Эндрьюсом в качестве имитатора наездника из сем. *Ichneumonidae.* Он пишет: «Когда этого жука держишь в руке, его

невозможно с кем-нибудь спутать. Но когда он садится, то изгибает концы своих усиков и трепещет ими совершенно так, как это делает наездник» (см. Паультон [503а]).

У миметических пауков движения, напоминающие движение муравьев, были описаны многими авторами. В качестве примера я приведу следующий отрывок из Хингстона. Описывая индийского имитатора муравьев *Myrmarachne,* он отмечает: «Они в такой же мере похожи на муравьев по поведению, как и по строению тела. Муравьи-рабочие, как правило, спокойно двигаются по листве в постоянных поисках пищи. Но при тревоге они возбужденно бегают по кругу. Подражатель точно имитирует их движения. Обычно его движения ровны и спокойны. Но если его потревожить, он резко меняет поведение. Он начинает суетиться, как рабочие муравьи, имитирует их быстрые порывистые движения, иногда бросается искать убежища под листом или спасается внезапным прыжком... Муравьи из рода *Camponotus* имеют также обыкновение поднимать брюшко под прямым углом к телу и расхаживать в таком положении. Ту же самую характерную позу иногда принимает и паук-подражатель» [260].

Здесь мы упомянем также о поразительном подражании насекомых, имитирующих перепончатокрылых, основному способу защиты своих моделей, а именно ужалению. Хингстон описал нескольких насекомых, принадлежащих к совершенно различным отрядам, которые, будучи пойманы, ведут себя так, как будто пытаются ужалить [266]. Некоторые стрекозы *(Microstigma maculatum)* «изгибают брюшко под телом и скребут его кончиком по пальцу с решительным и угрожающим видом». Бабочка из рода *Phaegoptera* вела себя сходным образом, изгибая желтый кончик брюшка книзу и как бы намереваясь ужалить. Жук из сем. *Staphylinidae,* вероятно, один из видов *Xanthopygus,* поднимал яркокрасный заостренный конец своего брюшка, «все время вытягивая и втягивая его».

Карпентер описал угрозы такого же типа у *Dirphya,* жука-дровосека, подражающего наезднику из сем. *Braconidae.* Он указывает, что если его взять в руки, *Dirphya* изгибает кончик брюшка таким образом, как будто собирается ужалить, и действительно высовывает гибкий белый стержень и двигает им, совершенно как жалом. Внешность жука с его ложным жалом, напоминающая перепончатокрылое, была столь поразительна, что хотя разум и подсказывал мне, что это жук, но инстинкт был настолько силен, что едва не помешал мне удержать его, и я уверен, что подавляющее большинство людей в испуге бросило бы жука». Итак, безвредные виды отпугивают своих врагов не только подражая хорошо вооруженным видам, но даже создавая впечатление, что обладают и пользуются тем самым средством защиты,, которое делает их модели столь опасными.

МИМЕТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО НЕ ЗАВИСИТ ОТ РОДСТВА

Из того, что уже было сказано, несомненно, что миметическое- сходство не может быть удовлетворительно объяснено родством имитатора и модели. Такое объяснение еще может показаться правдоподобным, если его применять к мимикрии в ограниченных пределах одного подотряда, но оно теряет всякий смысл, будучи приложено к миметическим явлениям в целом.

Не требует доказательств, что сходный внешний вид довольно часто принимают совершенно неродственные животные. Многие подражатели перепончатокрылых принадлежат не только к нескольким разным отрядам насекомых, но и к совершенно другому классу членистоногих. Среди позвоночных мы встречаем некоторые виды змеевидных угрей из семейства *Ophichthyidae,* обладающие яркой полосатой окраской, сходной с окраской различных ядовитых морских змей из семейства *Hydrophidae.* Необходимы дальнейшие наблюдения над образом жизни и экологическими взаимоотношениями этих животных, однако есть основания предполагать, что перед нами настоящий случай бэтсовской мимикрии. Еще более далеки систематически гусеница бражника и змея, которую эта гусеница напоминает своей угрожающей позой.

Показательно то, что эти животные стали поверхностно сходными *вопреки* своему систематическому положению, а не *в силу* его. И нужно снова подчеркнуть, что миметические явления образуют параллель с явлениями специализованного покровительственного сходства. Если мы видим, что одна ночная бабочка обладает поразительным сходством с куском коры, другая — с пометом птицы, а третья — с апосематической дневной бабочкой; если в каждом случае сходство достигается комбинированными видоизменениями окраски и рисунка-*- позы и поведения, то можно ли предположить, что первые два случая — результат приспособления, а последний — результат родства? Не следует ли нам считать все эти случаи проявлениями общей закономерности, охватывающей не только факты приспособительной окраски, но и все приспособительные свойства вообще, которые, в какой бы форме или группе они ни проявлялись, обнаруживают все то же полнейшее пренебрежение к ограничениям, налагаемым происхождением?

МИМЕТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО НЕ ЗАВИСИТ ОГ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ

Почти полная независимость от строения, обнаруживаемая при изучении основ миметического сходства, позволяет рассмотреть проблему под несколько иным углом зрения. Это положение,

конечно, можно обильно иллюстрировать, но я ограничусь здесь лишь немногими примерами. Первый относится к поверхностному сходству, которым обладают некоторые бабочки, описанные и зарисованные Дикси [149] в Новой Гвинее. Следует помнить, что когда бабочка садится, складывая крылья над спиной, то передние крылья обычно оказываются между задними,так что видны лишь вершинпые и передние части. В этой позе виды, о которых идет речь,—• *Mynes doryca* (сем. *Nymphalidae)* и *Huphina abnormis* (сем. *Pieridae)* — оказываются окрашенными совершенно сходно, имея черную окраску с красной полосой и красным пятном, расположенными вблизи края, где передние крылья сходятся с задними. У *M. doryca* эта полоса идет по переднему краю заднего крыла, а пятно находится у основания открытой части переднего крыла. *УН. abnorrnis* такой же общий результат достигается прямо противоположным способом, так как здесь полоса проходит вдоль угла переднего крыла, а пятно расположено у края заднего крыла.

Второй пример приведен Паультоном [518]. В этом случае речь идет о сходстве между бабочками *Alcidis agathyrsus* (сем. *Uraniidae)* и ее имитатором *Papilio laglaizei.* Эти насекомые, также обитающие в Новой Гвинее, летают в одних и тех же местах и имеют поразительно сходный рисунок как на верхней, так и на нижней поверхности крыльев. У модели, однако, нижняя сторона брюшка несет яркооранжевое пятно, которое в положении покоя становится заметным предостерегающим сигналом, «когда насекомые подвешиваются, опустив крылья вниз и направив брюшную сторону тела вверх. У подражателя это оранжевое пятно на брюшке отсутствует, но оно расположено на частях задних крыльев, покрывающих брюшко, которые создают таким образом совершенно сходный предостерегающий сигнал, но на совершенно иной анатомической основе>.

Эту же закономерность прекрасно иллюстрирует и жук-дровосек с Борнео, *Glenea iresine,* подражающий синему перепончатокрылому *Hylotoma pruisona.* Шелфорд [569] описал, как создается это сходство. Надкрылья жука трехцветные: их середина бурая, спереди этот цвет переходит в синий, а сзади — в серовато-белый. Таким образом, воспроизводится внешность *Hylotoma* со сложенными на спине крыльями; заднюю часть ее груди воспроизводит передняя треть надкрылий жука, брюшко с наложенными на него крыльями — средняя бурая зона, а верхушки крыльев, выступающие у модели за конец брюшка, воспроизводятся задним серовато-белым участком надкрылий.

Перед тем: как закончить с. этой стороной проблемы, следует еще раз указать, что в явлениях покровительственной окраски мы встречаемся с бесчисленными примерами того же правила, когда общий тип внешности создается, несмотря на самые резкие различия в строении тела. Везде мы встречаем одно *ш* то же

явление: поверхностный характер внешнего сходства и независимые пути его возникновения. Мы привели эти факты, чтобы доказать, что подобные признаки развились в связи со зрительными восприятиями других животных и что их цель — воздействовать на зрение. Внешность —покровительственная ли, предостерегающая или миметическая — есть нечто такое, чему природа придает значение, но способы достижения этого результата не имеют значения. Как говорит Фишер: «Каждое изменение живой материи, каким бы странным и поверхностным оно ни казалось, невидимому, мгновенно подхватывается отбором, как только оказывается, что оно дает желаемый эффект» [173].

ВНЕШНЕЕ СХОДСТВО МОЖЕТ СОЗДАВАТЬСЯ САМЫМИ РАЗНООБРАЗНЫМИ СПОСОБАМИ

Даже в пределах одного отряда миметическое сходство может создаваться самыми разными способами. Паультон блестяще анализировал это положение в отношении большой конвергентной группы тропических американских бабочек, представители которой, принадлежащие к нескольким подсемействам и многим родам, обладают общим характерным признаком — прозрачностью крыльев [500]. Но сходство это чисто поверхностное и обусловливается, как показал Паультон, множеством различных причин.

У родов *Metkona* и *Thyridia (Ithomiinae)* чешуйки, которые нормально бывают попеременно узкими и широкими, сильно *изменены по форме,* будучи редуцированы до состояния тоненьких волосков, простых в одном типе и раздвоенных в другом. У рода *Ituna (Danainae)* чешуйки сохраняют свои размеры и темную окраску, но зато *уменьшено их число.* У рода *Dismorphia (Pierinae)* чешуйки сохраняют нормальную форму, но *уменьшены по размерам.*

Ночные бабочки, относящиеся к этой же группе, достигли прозрачности двумя путями, отличающимися как друг от друга, так и от способов достижения прозрачности, свойственных дневным бабочкам. У *Caslnia (Castniidae)* чешуйки не уменьшены по размерам, но *изменено их размещение;* они поставлены на бок, так что свет свободно проходит между ними. У рода *Anthomyza (Pericopinae)* чешуйки нормальны и по размерам и по расположению, но *прозрачны.*

Многие другие ночные бабочки обладают поверхностным сходством с жалящими перепончатокрылыми, например с пчелами, шмелями и осами. Для таких имитаторов прозрачность крыльев является делом первостепенной необходимости. У бабочек из родов *Hemaris (Sphingidae)* и *Trochilium (Aegeriidae)* это свойство достигается благодаря *слабому прикреплению чешуек,* быстро отпадающих

и оставляющих крыло прозрачным и обнаженным, за исключением жилок и краев.

Отсюда видно, что в пределах одного только отряда чешуекрылых прозрачность была достигнута не менее чем шестью различными путями. Чешуйки крыльев во всем отряде являются носителями окраски, и там, где было необходимо отсутствие окраски, ее исчезновение было достигнуто путем структурных или оптических изменений этих чешуек, которые, как мы видели, могут изменяться по форме или расположению, уменьшаться в числе или по размерам, становиться прозрачными или легко сбрасываемыми.

Далее, сходные окраски часто создаются совершенно несходными путями. Мы уже касались этого вопроса, рассматривая распространение зеленой окраски в разделе об общем покровительственном сходстве. В области мимикрии реализуется то же правило: существенен результат, а не способы его достижения. Например, в обширном роде *PapШo,* одна из групп которого включает несъедобные виды, играющие роль моделей для многих видов, в том числе для видов из двух других групп этого рода, белый и желтый цвета создаются двумя совершенно различными путями, как обнаружил Форд [181Ь]. Первая группа белых и желтых пигментов, известных под названием нтеринов, синтезируется самими насекомыми и химически близка к мочевой кислоте, а вторая группа, антоксантины, извлекается гусеницами из кормовых растений.

Далее, красный пигмент формы *romulus* вида *PapШo polytes* химически отличен от пигмента его модели *P. hector* [181b]. Факты этой категории, подобно многим другим, рассматривавшимся в этом разделе, опровергают попытку Пённета объяснить сходство между моделью и имитатором параллелизмом мутаций [531].

Наконец, мы должны отметить мимоходом, что все миметические эффекты вообще (как и те, эффект которых — криптический). как правило, достигаются самыми разнообразными способами даже у родственных животных. Верно и обратное, что сходные внешние результаты могут быть достигнуты сходными путями у систематически очень отдаленных друг от друга групп. Яркие примеры этого правила, описываемые ниже, показывают, что насекомые, принадлежащие к разным отрядам, используют обычно одно и то же оптическое средство.

МИМЕТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО РАСПРОСТРАНЯЕТСЯ ЛИШЬ НА ВНЕШНИЕ ПРИЗНАКИ

Весьма показательно, что миметическое сходство в природе затрагивает *лишь такие структуры, которые можно видеть.* Достигаются чисто внешние эффекты, непосредственно воздействующие на глаз. Они не распространяются дальше, на те части тела, которые скрыты, и поэтому неспособны содействовать обманчивой внешности. Для иллюстрации этого достаточен один пример.

Abispa ephippium из сем. *Eumenidae,* обычная австралийская одиночная оса, имитируется многими насекомыми из разных отрядов, в том числе мухами, бабочками и жуками. Среди этих имитаторов есть два жука-дровосека: *Tragocerus formosus* и *Hesthesis ferrugineus.* У обоих жуков на спинах воспроизведена яркая оранжевая окраска модели, пересеченная черными полосами. Но у каждого из них это происходит совершенно различными способами. У Г. *formosus* система окраски, создающая сходство с осой, развита на надкрыльях, которые длинны и покрывают брюшко. У *H. ferrugineus,* надкрылья которого редуцированы и превратились в чешуеобразные рудименты, миметический рисунок воспроизведен на непокрытом брюшке, которое, конечно, полностью видно при полете.

При этом у *T. formosus* надкрылья не только достаточно длинны, чтобы покрыть брюшко сидящего насекомого, но сращены вместе, так что во время полета остаются неподвижными над брюшком, тогда как свободное движение крыльев обеспечивается дугообразной вырезкой сбоку каждого надкрылья как раз над местом прикрепления крыла. У этого вида (в полную противоположность *H. ferrugineus)* верхняя поверхность брюшка не похожа на брюшко осы, будучи светлой и лишенной рисунка.

Только что высказанное общее положение, что миметические сходства не заходят дальше необходимого минимума, представляется еще более многозначительным, если принимать во внимание, что видимые результаты обусловлены не одним видоизменением, а сочетанием большого их числа, включая изменения формы, цвета, рисунка, позы и движения, причем изменение любого из этих признаков само по себе может иметь чрезвычайно сложную природу.

ИЗМЕНЕНИЕ КОНТУРА У ИМИТАТОРОВ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Во всех частях света перепончатокрылые из разных групп стали моделями, которым подражают защищенные представители столь разных отрядов, как жуки, кузнечики, богомолы, мухи, бабочки, клопы и пауки.

В ходе их эволюции всем этим имитаторам пришлось встретиться со множеством требований, связанных с резким отклонением по внешности и поведению от их сородичей. Одной из главных проблем (которую мы здесь и избираем для изучения) была

довольно 1рудная задача сужения «талии», так как, хотя предки имитаторов имели толстое или плотное тело, им самим все же приходилось принимать облик перепончатокрылых, который требует в качестве одного из важнейших свойств узкой, стянутой талии. Между тем для многих из них приобретение такой формы тела было почти невыполнимо. Излагая проблему более научным языком, для достижения сходства требовалось глубокое изменение строения и внешнего вида.

Хитроумные и часто тщательно разработанные принципы воспроизведения контуров осы или муравья представляют особый интерес, ибо они прекрасно иллюстрируют ряд закономерностей, имеющих, как уже указывалось, фундаментальное значение: 1) одинаковый общий эффект достигается удивительно разнообразными средствами; 2) эффект,как правило, чисто поверхностен ы противоречит строению нижележащих частей тела; 3) сходные по внешности результаты развиваются независимо в весьма несходных группах животных и у видов, ведущих совершенно различный образ жизни; иногда они создаются совершенно сходными способами в отрядах, очень отдаленных систематически; 4) имитаторы сильно отличаются от своих сородичей как по внешности, так и по поведению, которые часто в деталях воспроизводят внешность и поведение модели.

• **Действительное перетягивание тела.** Если не входить в детали, то форма тела паука отличается от формы тела муравья главным образом тем, что паук имеет одну перетяжку на теле (между головогрудью и брюшком), тогда как муравей имеет две перетяжки (между головой и грудью и между грудью и брюшком).

Таким образом, паук-имитатор должен начать с устранения одного недостатка — нехватки еще одной перетяжки. У пауков, имитирующих муравьев и живущих среди них, некоторые виды имеют дополнительную перетяжку, причем это изменение может находиться на любой из двух основных областей тела. У *Myrmarachne,* имитатора индийского черного муравья *Camponotus compressus,* головогрудь разделена на две части узкой перетяжкой [260]; у *Synemosyna smithi,* имитатора *Pseudomyrma elongata* с Кубы, легкая перетяжка имеетсяна брюшке [435].Солт обратилмое внимание на любопытный факт, что клоп *Pamphantus mimeticus,* достиг муравьеподобной внешности двумя весьма различными путями: на стадии нимфы и на взрослой стадии. Бескрылая нимфа имеет узкую талию. Но у взрослого насекомого, которому, конечно, мешают при имитации муравья широкие крылья, эта трудность преодолена путем изменения рисунка, причем светлые пятна на крыльях имитируют сужение тела в соответствующем месте.

Маскировка тепа. Еще более замечателен часто приводимый пример центральноамериканской горбатки *Heteronotus rinodosus* (сем. *Membracidae),* у которой переднесшгака чрезвыгайно увеличена, напоминает по форме муравьиную и вытянута на-!ад так, что полностью покрывает, словно щитом, неизмененное *i* других отношениях тело.

Бристоу в Бразилии [61] и Хингстон в Гвиане 1265] собрали данные об инстинкте, служащем, невидимому, для этой же цели. Эба эти наблюдателя описывают паука, который сам по себе вовсе ае похож на муравья, но порывисто бегает, подобно муравью, я таскает на спине высохшее тело настоящего муравья, значительно более крупного, чем сам паук. Таким образом, носильщик сверху совершенно невидим и создается впечатление, что это м\равен тесет своего мертвого товарища.

Этот своеобразный инстинкт образ}ет еще одно звено в цепи явлений, завершающихся описанным Паультопом [497] примером горбатки *(Membracidae),* также из Гвианы, удивительно сходной г муравьем-листорезом *Oecodoma cephalotes,* несущим на спине зубчатый клочок листа. «Лист изображается тонким, уплощенным телом насекомого, которое в своей дорзальной части так сжато с боков, что по толщине не превышает листа и кончается острым зазубренным краем», напоминая обгрызанный край куска листа, из-под которого едва видны бурая голова и ноги насекомого, как если бы это был муравей со своей ношей>.

Мнимое перетягивание тела. Совсем иными и очень интересными способами достигается такой же результат у кузнечиков, жуков и других насекомых. Эти имитаторы муравьев создали необходимую им стройную талию посредством оптической иллюзии, а не путем изменения строения. Их внешность представляет замечательный урок прикладного камуфляжа.

В 1883 г. Бруннер фон Ваттенвиль описал суданского кузнечика *Myrmecophana fallax* (рис. 78, *3, 4),* имеющего узкую талию и вздутое брюшко муравья, искусно изображенные черным пигментом на его собственном плотном и не похожем на муравья теле. Остальные части тела контрастно окрашены в светлые тона, и поэтому, находясь на светлом фоне, кузнечик легко избегает обнаружения (см. [506]). Маршалл нашел кузнечика из этого же рода в обществе муравьев на маленьком кустике бобового в Родезии [395]. «Излишние» части тела насекомого были окрашены в зеленый цвет и поэтому сливались с фоном листьев. Таким образом, здесь мы видим прекрасную иллюстрацию специфического приложения принципа расчленяющей окраски.

Шелфорд наблюдал сходный маскарад у некоторых жуков-дровосеков из родов *Scytasis* и *Oberea* (рис. 78, *2)* на Борнео,

окрашенных совершенно так же, как их модели, красные с черным наездники сем. *Braconidae.* Они несли по бокам 1-го и 2-го сегментов брюшка яркие пятна белого пушка, что создавало при взгляде сбоку впечатление талии, тонкой, как у осы [569]. Шелфорд обращает внимание на другой интересный факт, что тонкая талия модели *Braconidae,* если ее рассматривать сверху,

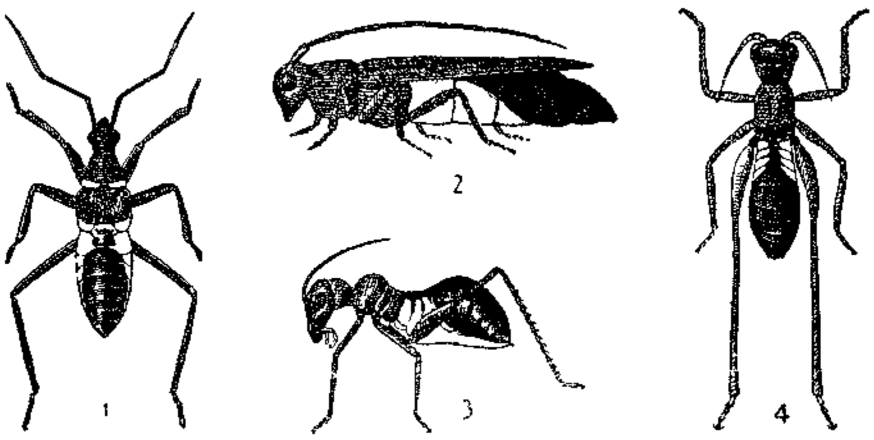


Рис. 78. Подражание муравьям и осам у насекомых, не имеющих перетяжки на туловище, с помощью рисунка, имитирующего талию:

1—Nabis lativentris; 2— *ОЪегеа brevicollis; 3—4 — Myrmecophana fallax.*

спрятана под сложенными крыльями. Следовательно, для имитатора это устраняет необходимость белых пятен на спине, подобно существующим у африканского *Myrmecophana fallax,* модель которого — муравей — обладает ясно видимой талией, разглядывать ли его сбоку или сверху.

Паультон упоминает еще один пример — ктыря *Pгоmachus iopterus* из Пара́, который также имеет белые пятна по бокам первых сегментов брюшка, что создает силуэт тоненького черного стебелька, сходного с талией его перепончатокрылой модели [506]. Наконец, европейский клоп-хищнэц *Nabis lativentris* (сем. *Reduviidae)* имеет на стадии нимфы внешность муравья, создаваемую точно таким же образом (рис. 78, *1).*

Здесь, следовательно, мы видим замечательное и специализованное средство — создание осиной талии посредством особого процесса оптического утончения,— развившееся и используемое независимо у насекомых четырех разных отрядов: прямокрылых, жуков, двукрылых и клопов. Эти видоизменения представляют

собой замечательный пример приспособительной конвергенции у неродственных насекомых. И эти видоизменения трудно объяснить иначе, чем с позиций теории приспособительной окраски.

МИМЕТИЧЕСКОЕ ВИДОИЗМЕНЕНИЕ УСИКОВ

Представление, что миметическое сходство различных типов развилось в связи со зрительными восприятиями других животных и предназначено для них, другими словами, что его назначение — обман врагов, можно прекрасно иллюстрировать, проследив роль того или иного органа в создании необходимого внешнего вида. Например, в разных группах насекомых характерным и очень заметным признаком являются усики, и весьма поучительно проследить, как могут изменяться эти придатки для совершенствования подражания.

В случаях епециализованного защитного сходства многое может зависеть от окраски усиков и манеры держать их. Я уже приводил пример трех саранчевых, а именно носатой кобылки *(Acrida turrita), Omura congrua* и *Eremocharis insignis,* напоминающих соответственно стебель злака, палочку и камень. В каждом случае форма и положение усиков приспособлены для данного случая сходства: они похожи на ланцет в первом случае, палочкообразны — во втором и спрятаны — в третьем. Поучительно сопоставить с третьим случаем *(Eremocharis insignis)* приспособительное положение усиков у многих бабочек, похожих на кору, например пядениц *Eucosmia certata* и *Boarmia gemmaria,* которые в положении покоя прячут усики под развернутыми передними крыльями.

Действительное или кажущееся укорочение усиков. Более замечательны, однако, изменения усиков в случаях настоящей мимикрии, когда для получения желаемого результата сочетаются изменения строения и окраски, позы и движения.

Многие насекомые с длинными усиками имеют модели с короткими усиками, и интересно проследить, каким образом достигается действительное или кажущееся укорочение усиков. У бразильского кузнечика *Scavhura nigra,* подражающего роющей осе *Pepsis sapphirus,* нижняя треть усиков несет кольчатый рисунок и заканчивается желтой поперечной полосой, тогда как остальные две трети внезапно утончаются и имеют типичную для усиков кузнечиков волоскообразную тонкость, так что даже на небольшом расстоянии усики кажутся короткими и обладающими желтой вершиной, подобно усикам осы, причем одни основные членики усика имитатора изображают весь усик модели [507].

Сходное оптическое средство применяется в др}гом отряде насекомых некоторыми жуками-дровосеками, например *Dollops curculionoides* и *D. geometrica,* напоминающими долгоносиков, усики которых коротки и оканчиваются булавой. Здесь сходство достигается благодаря расширению 3-го членика, который воспроизводит булаву, тогда как остальные дистальные членики не видны вследствие их крайней тонкости. У другого жука-дровосека, *Estigmenida variabilis,* очень напоминающего листоеда *Estigmena chinensis,* дистальная треть˙ усика замаскирована таким же образом, но вершинная булава в этом случае имитируется не специальным утолщением, а волосками на конце более толстой основной части [500]. Еще один способ можно наблюдать у некоторых жуков-дровосеков, имитирующих *Lycidae.* У этих дровосеков усики на самом деле укорочены, так что приближаются по длине к усикам модели, хотя число члеников остается неизменным [87].

Результаты, достигаемые удлинением коротких усиков. Некоторые имитаторы перепончатокрылых, а именно мухи и пауки, должны преодолеть как раз обратную трудность, так как у них усики не слишком длинны, а, наоборот, слишком коротки (у мух) или совсем отсутствуют (у пауков).

У многих двукрылых имитаторов ос усики очень удлинены и благодаря этому заметны и похожи на усики ос. Как правило, усики двукрылых, принадлежащих к подотряду *Brachycera,* очень коротки и заметны лишь при внимательном изучении. Но, как указал Никольсон, хотя в этой группе длинные усики и являются очень редким исключением, они обычно имеются у миметических видов. Более того, он показал, что удлинение может быть создано множеством совершенно различных структурных изменений у разных имитаторов, иногда даже близко родственных. Например, у *Cerioides breviscapa* (сем. *Syfphidae)* удлинены все три членика усиков. У родственного вида *C. variabilis* усики расположены на удлиненном лобном выступе, увеличивающем их кажущуюся длину. У *Elissoma lauta* (сем. *Stratiomyidae)* удлинен только вершинный членик. У *Systropus* sp. *(Bombyliidae)* удлинен главным образом основной членик [440].

Замена усиков другими органами. Совсем иное средство, служащее для той же цели, было применено имитаторами, использующими первую пару ног в качестве заменителей отсутствующих или недостаточно развитых усиков. Многие двукрылые имитаторы, усики которых незаметны, имеют обыкновение, бегая по поверхности листьев, вибрировать в воздухе передней парой ног, которые таким образом грубо симулируют усики их моделей [87],

Прекрасный пример этого замечательного приспособления описан Бриндли из Британской Гвианы, где она нашла муху рода

Calobata, двух клопов-краевиков *(Coreidae)* и один вид таракана, «подражающих крупным *Ichneumonidae* с очень заметными усиками, имеющими белый кончик, которыми они быстро вибрируют, бегая по листьям в поисках жертвы». Клопы и тараканы имеют jCHKii с белыми кончиками. Но у мухи их место в маскарадном костюме замещено передними ногами, которые имеют белый цвет и в положении покоя медленно вибрируют [232].

Такой образ действий очень резко выражен у различных пауков, подражающих муравьям. Например, походка *Myrmecotypus cubanus,* согласно описанию Майерса и Солта £435], неотличима от походки его модели. Передняя пара ног занята «ощупыванием субстрата так, что это сразу напоминает движения усиков муравья». В таких случаях сходство между имитатором и моделью в природных условиях столь велико, что даже опытный глаз энтомолога может быть обманут.

Относительно вида *Myrmarachne,* наблюдавшегося им в Файзабаде (Центральная Индия) и имитирующего крупного черного муравья *Camponotus compressus,* Хингстон пишет: «Самая интересная черта сходства — это способ, которым паук имитирует усики. У муравьев усики — это заметные органы, направленные вперед и постоянно находящиеся в движении. Подражатель имитирует усики модели с помощью передней пары ног. Он не использует их для обычного передвижения. Эта пара ног направлена вперед, изогнута под прямым углом и в силу этого занимает положение, сходное с положением усиков муравья. Более того, их кончики постоянно движутся; эта деталь поразительна, ибо это вовсе не бесцельное движение, но именно то правильное колебательное движение, которое столь характерно для муравьев *Camponotus.* Разглядывая этого имитатора и особенно наблюдая его мнимые усики, трудно не изумиться такому удивительному сходству между пауком и муравьем» [260].

Наконец, мы здесь можем снова вспомнить единственное в своем роде приспособление так называемых «двухголовых» бабочек из родов *Thecla* и *Ialmenus,* у которых анальный угол заднего крыла несет глазчатое пятно и «хвост». Это приспособление не только создает иллюзию головы на противоположном конце тела, но обман еще более совершенствуется у сидящего насекомого благодаря движениям крыльев, в результате которых тонкие хвостообразные выросты перекрещиваются друг с другом и колеблются наподобие настоящих усиков.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ МИМИКРИИ

Литература по этому вопросу изобилует примерами, как натуралисты, даже после многолетнего опыта полевых наблюдений, обманывались миметическим сходством. Обманываются

ли столь же лехко и естественные враги имитаторов, это вопрос, требующий дальнейшего изучения и открывающий очень обширное поле для дальнейших исследований. Имеются, однако, многочисленные факты, указывающие, что различные животные в действительности тоже обманываются [79, 134, 496, 603].

Ценность мимикрии в естественных условиях. Защитное значение мимикрии и реакцию хищника на миметическую окраску освещает следующий опыт Суиннертона. В Хириндии (Родезия) встречается 4 вида птиц, сходная окраска которых (черная сверху и снизу) затрудняет определение их видовой принадлежности в природе. Это два вида дронго *(Dicrurus afer* и *D. ludwigi),* мухоловка *Bradyornis ater* и *Campephaga nigra.* По наблюдениям Суиннертона, есть основания считать два последних вида подражателями двух первых, мясо которых несъедобно. Синица *(Parus niger)* из той же местности отличается от этих птиц тем, что имеет сверху несколько заметных белых отметин. Своей кошке, у которой выработалось сильное отвращение к дронго, Суиннертон предложил дронго, *Bradyornis,Campephaga* и синицу—в порядке перечисления, притом брюшком кверху.Кошка не тронула их.Затем птицы были перевернуты все в той же последовательности. Кошка снова отказалась от первых трех. Но когда Суиннертон перевернул и синицу, показав тем самым белые отметины на спине, кошка сейчас же подошла и начала ее есть [608].

Проблема мимикрии была недавно экспериментально исследована П. Дарлингтоном, из работы которого взяты нижеследующие данные. В этом случае моделями служили жуки *Lycidae* из рода *Thonalmus.* Два из трех видов *Thonalmus* с острова Кубы, встречающиеся у Соледада, а именно *Th. suavis* и *Th. aulicus,—* чрезвычайно заметные насекомые, почти одинаковой внешности. Голова, грудь и основная часть надкрылий имеют красную или оранжевую окраску, остальная часть надкрылий — синяя. Как нижняя сторона брюшка, так и его дорзальная поверхность, выставляемая наружу во время полета, имеют яркокрасную или оранжевую окраску. Жуки попадаются в покрытых кустарником местах близ лесных опушек или на зарастающих вырубках. Весной и летом они встречаются в изобилии и принадлежат к числу наиболее заметных насекомых своего местообитания. Они ведут полустадный дневной образ жизни, обычно неподвижно сидя или открыто ползая по ветвям кустов, я часто летают при солнечном свете.

Изучая условия жизни этих жуков, Дарлингтон пришел к выводу, что их самые опасные потенциальные враги — около десятка видов птиц, две ящерицы-аноли, несколько видов стрекоз, ктырей, клопов-хищнецов и пауки. Из них ящерицы, вероятно, являются наиболее важными насекомоядными животными

в этой местности. Для своих опытов Дарлингтон избрал *Anohs sagrei,* очень обычный вид, местообитание которого совпадает с местообитанием *Thonalmus.* Эти ящерицы ведут дневной образ жизни и питаются живыми насекомыми, которых ловят, руководствуясь зрением.

В неволе ящерицы постоянно отказывались есть *Thonalmus* в течение многих дней, даже тогда, когда у них не было никакой другой пищи, но они с удовольствием поедали других критически окрашенных жуков,столь же крупных и даже более крупных, чем *Lycidae.* Я привожу описание Дарлингтона дальнейшего испытания вк^са жуков: «Для окончательного решения вопроса 21 августа был проделан опыт с самцом ящерицы, приученным к тому, что его трогают руками. Ящерицу придерживали руками и в рот ей положили, не проталкивая в горло, маленькую зеленую гусеницу, похожую на пяденицу. Затем ящерицу осторожно освободили. Она несколько секунд ждала неподвижно, а потом проглотила гусеницу. Ящерицу взяли снова и положили ей в рот жука *Thonalmus.* Жук был немедленно выброшен энергичным движением головы из стороны в сторону. После этого ящерица облизала губы своим тупым языком, как бы очищая их. Через 5 мин. была дана и проглочена другая маленькая гусеница. А затем были вновь решительно отброшены еще два экземпляра *Thonalmus.*

В той же местности, что и *Thonalmus,* живут многие жуки, принадлежащие к разным семействам: *Cantharididae,* щелкунов *(Elateridae), Oedemeridae* и дровосеков *(Ceramhycidae),* которые более или менее близко напоминают *Lycidae* по внешности. У *Copidita thonalmus (Oedemeridae)* и *Calocosmus venustus, Trichrous divisus* и *T. pilipennis (Cerambycidae)* общая схема окраски почти идентична, у *Calocosmus* и *Trichrous* она сходна вплоть до красных нижней и верхней поверхностей брюшка.

В экспериментальных условиях ящерицам были предложены различные жуки, которых мы можем обозначить как моделей, имитаторов и неимитаторов. В первом опыте, продолжавшемся шесть дней, не была съедена ни одна из четырех моделей *(Thonalmus aulicus)* и четырех подражателей (двух *Heterops dimddiata* и двух *Trichrous pilipennis),* и в то же время были съедены все десять немиметических особей (пять *Elaphidion guttiventre,* один *E. nanum,* один *Leptostylus incrassatus,* один *Eupogonius pilosulus,* один *Ataxia spinicauda* и один *Cyllene crinicornis).* Во втором опыте, продолжавшемся около недели, когда ящерицам предоставили три вида-имитатора и пять немимети-' ческих видов (но не моделей), имитаторы опять остались нетронутыми, а четыре из пяти немиметических видов были съедены».

Глава 27

ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ II МИМИКРИЯ У КУКУШЕК

Особенности паразитизма у кукушек привели к специализованной мимикрии, обладающей множеством замечательных свойств. Паразитизм здесь, конечно, ограничен периодом гнездования. Сходство яиц, а иногда и птенцов кукушек с яйцами и птенцами птиц, которым они подкидывают яйца для насиживания и кормления, связано с необходимостью обмануть невольного хозяина.

В последующем изложении я широко использовал два интересных исследования, а именно работу Бэкера [12], посвященную главным образом кукушкам Индо-Малайской области, и статью Джордена [295], в которых и гледует искать более полных сведений по этому вопросу.

ОБЫКНОВЕННАЯ КУКУШКА И ЕЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ХОЗЯИНОМ

Мы начнем с краткого описания важнейших фактов, связанных с размножением обыкновенной кукушки *(Cuculus canorus)* — птицы, наиболее широко распространенной из всех кукушек: она встречается почти повсюду в Европе и Азии, а также в значительной части Африки.

Установлены следующие факты: 1) каждая самка кукушки имеет определенную ограниченную территорию размножения, в пределах которой она и кладет яйца; 2) отдельные самцы также занимают в период размножения определенную территорию, которая не совпадает с участком самки, поскольку виду свойственна полиандрия; 3) каждая самка откладывает в течение жизни яйца только одного типа; 4) как правило, каждая самка паразитирует на определенном виде хозяина и сопутствует этому виду; 5) в большинстве, если не во всех наблюдавшихся случаях, яйца откладываются в гнездо, а не переносятся туда клювом; 6) во время откладки своих яиц кукушка выбрасывает из гнезда хозяина одно из его • яиц; 7) откладка происходит через день, и число яиц, откладываемых одной самкой, может доходить до 26, если имеется достаточное число подходящих гнезд хозяина; 8) яйца кукушки в общем Солее илименее близко напоминают яйца вида-хозяина, хотя из этого правила имеются и многочисленные исключения; 9) после вылупления птенцы кукушки выбрасывают из гнезда своих сводных

братьев. Кроме того, мы рассмотрим и другие факты, а именно взаимоотношения между кукушкой и ее хозяином в разных местностях^ также отбор, производимый хозяевами при выбрасывании неподходящих яиц.

ФАКТОРЫ, ОТ КОТОРЫХ ЗАВИСИТ МИМИКРИЯ ЯИЦ

Образование специализованных линий у кукушки. У кукушек Британских островов вопрос об окраске яйца осложнен местными условиями, а степень сходства между яйцами паразита и хозяина сильно меняется в зависимости от местности и избираемого хозяина.

В южной Англии кукушка обычно паразитирзет на нескольких видах, например на белой трясогузке *(Motacilla alba yarrellii),* завирушке *(Prunella modularis occidentalis),* зарянке *(Erithacus rubecula melophilus).* и тростниковой камышевке *(Acrocephalus scirpaceus).* Эти хозяева гнездятся близко друг к др>гу, но откладывают совершенно несходные яйца. Если принять, как это кажется весьма вероятным, что самцы, как и самки, способны передавать признаки, определяющие окраску яйца, становится ясным, что при таких условиях скрещивание между формами, паразитирующими на трясогузках, зарянках или завирушках, может уменьшать специфическое сходство.

Это мнение подтверждается при сравнении с яйцами из таких местностей, где на значительной территории кукушкой используются гнезда лишь одного вида. Так, миметическое сходство очень совершенно в болотистых и холмистых районах северной Англии и в Шотландии, где на обширных пространствах болот и пастбищ кукушки обычно используют лишь одного хозяина — лугового конька *(Anthuspratensis).* Миметическое сходство довольно отчетливо выражено местами и в южных районах у кукушек, кладущих яйца в гнезда береговой камышевки и склонных придерживаться местообитаний своих хозяев. Эти обстоятельства ограничивают скрещивание между разными биологическими формами кукушек и таким образом облегчают стабилизацию определенного типа яиц.

Но результаты дивергенции более ясно видны в некоторых частях Европы, где на обширных территориях имеется лишь один или два вида хозяев. Так, например, в лесистых районах южной Финляндии постоянным хозяином является горихвостка *(Phoenicurus phoenicurus),* а случайным—луговой чекан *(Saxicola rubetra).* Обе эти птицы откладывают голубые яйца, и показательно, что здесь «практически единственным типом яиц кукушки, который выдерживает испытание отбором, оказываются голубые яйца. Из 40—50 яиц, собранных Вазениусом близ Хельсинки, свыше 90% имели голубую окраску.

Замечательные случаи мимикрии известны и в других частях Европы. Многие из них представляют собой усложнения простой голубой окраски яйца, включая приспособительные изменения основной окраски и появление дополнительных пятен и рисунков. К числу наиболее совершенных относятся имитации яиц дроздовидной камышевки *(Acrocephalas arundinaceus arundinaceus)* в Венгрии, садовой славки *{Sylvia hortensis)* в Испании и юрка *(Fringilla montifringilla)* в Лапландии.

Cuculus canorus telephonus, близко родственная европейской кукушке азиатская форма, обнаруживает прогрессивные стадии мимикрии яйца, причем ее яйца в различных местностях очень похожи на яйца обычных хозяев—различных видов сорокопутов *(Lanius), Enicurus, Trochalopterum, Larvivora,* овсянок *(Emberiza)* и др.

О многих других видах кукушек известно, что они паразитируют на определенном виде хозяина или на группе видов в пределах больших областей или на всем ареале своего распространения. Так, например, Бэкер указывает, что коэль *(Eudynamis scolopaceus)* практически никогда не откладывает свои яйца ни в какие гнезда, кроме вороньих. Единственными исключениями из многих тысяч наблюдений являются несколько яиц из гнезд сороки и одно яйцо из гнезда индийской майны *[Acridotheres tristis).* Сходным образом ширококрылая кукушка *Hierococcyx varius* и хохлатая кукушка *Clamator jacobinus* на сотню яиц, отложенных в гнезда их обычных хозяев — видов *Argya* и *Turdoides,* кладут лишь одно яйцо в гнезда других птиц.

Избирательное уничтожение хозяевами. Избирательное уничтожение неподходящих яиц хозяевами имеет место тогда, когда степень сходства их не удовлетворяет. Если хозяева заметят подлог, может произойти следующее: 1) после откладки яйца кукушкой хозяева оставят гнезда; 2) яйцо кукушки будет выброшено; 3) оно будет разбито в гнезде или съедено; 4) хозяева соорудят новое гнездо над старым, оставив яйцо кукушки в его основании так, что оно не будет насиживаться.

В качестве замечательного примера последнего способа можно привести трехэтажное гнездо *Acrocephalus scirpaceus,* найденное Хэйлом в 1893 г. Под находившимися в нем четырьмя свежими яйцами камышевки было найдено погребенное в основании яйцо кукушки рядом с пятым яйцом камышевки, а под ними находилось еще одно яйцо кукушки, рядом с шестым яйцом настоящего владельца, который, очевидно, все время обнаруживал подлог.

Материалы по избирательному уничтожению яиц кукушки рассматриваются в статье Джордена [295]. Вот его основные выводы: «Во-первых, частота уничтожения яиц хозяином путем оставления гнезда или путем выбрасывания яйца чрезвычайно изменчива. У некоторых видов процент уничтожаемых яип. снижается до 5, тогда как у других он подымается почти до 80, а в отдельных случаях, быть может, доходит почти до 100. Во-вторых, эти цифры не всегда зависят от полноты или несовершенства миметического сходства. Для того чтобы уцелеть, паразит должен достичь определенного уровня совершенства и обмануть хозяина, но этот уровень может быть низким или высоким, меняясь в зависимости от вида хозяина».

«Весьма показательно,— пишет Паультон [515],— что процент выброшенных яиц гораздо более высок у редко используемых хозяев. Здесь кукушка, очевидно, пытается завоевать новый вид, и происходит жесткий отбор. Так, процент неудач чрезвычайно высок в случае крапивника, казалось бы, очень неподходящего хозяина, которого кукушки все же непрерывно пытаются завоевать. Очень многочисленны неудачи с лесной славкой; с пеночкой-кузнечиком *(Phylloscopus collybita)* процент несдач, невидимому, достигает 100. Постоянные хозяева дают совсем иной результат. Период жесткого отбора прошел, достигнуто известное равновесие, и выбрасывание яиц имеет значение лишь как способ поддержания определенного соотношения».

СТЕПЕНЬ ДОСТИГАЕМОГО СХОДСТВА

Окраска яиц. Степень сходства, необходимого для удовлетворения различных хозяев, очень варьирует. Отсюда вытекает и разница в конечных результатах, достигаемая в ходе отбора. Завирушка замечательна неразборчивостью в этом отношении или, как говорит Джорден, «отсутствием способности различать цвета>. Обычно эта птица принимает и насиживает яйца кукушек, резко контрастирующие с ее собственными, голубыми, яйцами. Это же справедливо и относительно *Pycnonotus,* обычного африканского хозяина, который, по экспериментальным данным Суиннертона, вполне оправдывает свою репутацию «глупца» среди южноафриканских воробьиных.

В других случаях избирательное уничтожение менее удачно окрашенных яиц приводит к удивительному сходству. Коэль *(Eudynamis scolopaceus)* откладывает свои яйца в гнезда различных видов ворон в Индии, на Цейлоне, в Бирме и Ассаме, неизменно обманывая этих птиц, считающихся наиболее хитрыми представителями своего отряда и тем не менее неспособных отличить яйцо коэля от своего собственного.

Голубые яйца хохлатой кукушки *Clamator jacobinus* и ширококрылой кукушки *Hierococcyx varius* — двух обычных индийских видов—еще точнее подражают яйцам хозяина, с которыми они сходны не только по цвету, но и по размерам и форме, так что

нередко даже человек не может отличить яйцо кукушки от яйца хозяина [12].

Достижение миметического сходства — не столь простой процесс, как может показаться на первый взгляд. Для этого необходимы изменения как основного фона, так и рисунка скорлупы. Большинство непаразитических кукушек, у которых отбор в этом направлении не действовал, несут белые яйца. В случаях наиболее развитой мимикрии яйца с первоначальной голубой окраской покрыты многочисленными пятнами бурого пигмента, как, например, у козля *(Eudynamis scolopaceus)* и хохлатой кукушки *Clamator glandarius,* птенцы которых выкармливаются воронами. В других случаях голубой основной цвет покрывается и замещается более поздним поверхностным слоем красного пигмента, как в одном из типов яиц. откладываемых малой кукушкой *(Cuculus poliocepkalus)* в гнезда широкохвостой камышевки *(Cettia cantans)* в Японии.

Быть может, наиболее удивительна мимикрия яиц, которые *Cuculus canorus telephonus* откладывает в гнезда овсянок, например красноухой овсянки *(Emberiza cioides ciopsis)* в Японии. За исключением размеров, эти яйца приобрели все особенности своих моделей и великолепно имитируют переплетающиеся линии или «царапины», характерные для яиц овсянок. «Сеть неправильных полос и пятен, в особенности на широком конце, воспроизводится с поразительной точностью на скорлупе яйца кукушки. Лишь благодаря наличию большого числа яиц, взятых из гнезд хозяев, и микроскопическим исследованиям Р. Шлегеля и других удалось установить их происхождение. Иначе мы были бы склонны сомневаться в видовой принадлежности этих яиц» [295].

Размер **яиц.** Часто, как и в только что описанном случае, наблюдается разница в размерах яиц паразита и хозяина. Правда, кажется, что в эволюции миметической внешности, способствующей обману, размер играет гораздо менее важную роль, чем цвет и рисунок. Это, невидимому, верно не только в отношении яиц кукушек, но и вообще в отношении явления мимикрии в широком смысле, например мимикрии насекомых. Положение это подтверждается также несоответствием размеров змееобразных гусениц некоторых бражников или равнокрылого *Laternaria* и тех опасных пресмыкающихся, внешность которых они имитируют своей окраской или угрожающими позами.

Сравнение кукушки с насекомыми представляет особый интерес, потому что, как указал Паультон [515], в случае мимикрии яиц наблюдатель не может приписать различие в размерах разнице расстояний, так как и модель и подражатель лежат бок о бок при таких условиях, которые особенно затрудняют обман. Очень интересно было бы подтвердить вытекающий из этих фактов вывод, что птицы спо-

;обны распознавать различия окраски лучше, чем неравенство жзмеров, экспериментальными данными.

Но следует отметить и то, что достигается известная степень хриспособлешш к размерам модели. Тщательные промеры больпих серий яиц кукушек, проделанные Леттером, показали, что шеет место определенное, хотя и слабое приближение их размеров к яйцам вида-хозяина [330].

Гораздо более очевидны и важны, однако, очень малые относительные размеры всех яиц кукушки *Cuculus canorus* [276а] и, ; другой стороны, отсутствие уменьшения размеров яиц у тех ви1,ов кукушек, которые паразитируют на птицах такого же размера, *ак они сами. Прекрасным примером является *Hierococcyx sparveroides,* кладущая яйца двух типов. Яйца одного типа темноэливково-бурой окраски подкладываются нектарнице *Arachnothera magna,* имеющей сходные яйца. Яйца второго типа, светлоголу5ые, откладываются в гнезда одного из представителей семейства гимелий (*Timeliidae),* имеющего голубые яйца. Яйца нектарниииы гораздо мельче яиц последней птицы, и, соответственно, бурые тäца кукушки мельче голубых, хотя и значительно крупнее яиц иектарницы **[12].**

Изменения внешности птенцов. Общеизвестно, что птенец, вылупляющийся из яйца кукушки, очень скоро превращается в существо, совершенно отличное по внешности от птенца своих приемных родителей. Как пишет Джорден: «Нельзя и представить себе что-либо более не похожее на птенцов большинства видов-хозяев, чем эта крупная бурая птица с большим оранжевым клювом и тупым хвостом, которая сидит па раздавленных остатках того, что когда-то было гнездом, и требует пищи пронзительными криками, кстати сказать, совсем не похожими на голос других птенцов». Тем не менее, случаи отказа от выкармливания на этой стадии почти неизвестны. Более того, наблюдалось, что и другие птицы, помимо приемных родителей, поддавались громким и настойчивым требованиям пищи со стороны молодого паразита.

На этой стадии, казалось бы, нужда в обмане отпадает. Но в других родах наблюдается совершенно иное положение вещей. Хохлатая кукушка *(Clamator glandarius)* паразитирует в некоторых частях Испании на сороке *(Pica pica melanotus),* а в других странах на серой вороне *(Corvus comix).* Вылупившись, самозванец не делает попыток изгнать своих сводных братьев. Наоборот, все мирно живут вместе в гнезде. Птенец этой кукушки имеет темную голову, совершенно отличную от светлой пепельно-серой головы взрослой птицы, но очень сходную с окраской головы птенцов сороки, вместе с которыми он живет.

У *Clamator /acobinus,* паразита *Argya,* отношение между окраской, взрослых птиц и птенцов обратное. Взрослая птица имеет

зеленовато-черную голову, но птенец значительно светлее, с головой буроватого цвета, приближающегося к еще более светлому тону оперения его сводных братьев. В обоих случаях изменена окраска головы, т. е. именно той части тела, которая особенно заметна, когда птенец сидит в гнезде. В одном случае она темнее окраски взрослой птицы, в другом — светлее, приближаясь н окраске товарищей по гнезду. Птенцы коэля *(Eudynamis scolopaceus)*, паразитирующего в Индии на блестящей вороне *(Corous splendent splendens)*, сначала черноголовы, подобно птенцам вороны, но, оставив гнездо, они после линьки приобретают бурое оперение взрослой самки.

Объяснение этого положения вещей, предложенное Джорденом, таково: «Бо́льшая сообразительность ворон и сорок вызвала путем отбора определенную степень мимикрии у птенцов в дополнение к чрезвычайно развитому сходству яиц, тогда «ак более мелкие воробьиные, обладающие менее развитым мозгом, инстинктивно реагируют на широко раскрытый рот и настойчивый голодный крик».

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ МИМИКРИЕЙ КУКУШЕК И МИМИКРИЕЙ НАСЕКОМЫХ

Из сказанного выше должно быть совершенно ясно, что существует тесный параллелизм между явлениями окраски яиц кукушек и миметическими сходствами в других группах животных. Одинаковые закономерности действуют в столь различных группах, как птицы и насекомые. И миметические яйца и миметические насекомые проявляют глубокие изменения, которые с различной степенью совершенства охватывают окраску и рисунок, форму и размер, образ жизни и инстинкты. Я уже упоминал о параллелизме других свойств: о большей важности окраски, чем размеров для зрительного обмана; о различиях в степени сходства, необходимого для обмана различных врагов; о поверхностном характере изменений, затрагивающих лишь части, видимые снаружи, например у птенцов *Clamator glandarius*, окраска головы которых изменилась в результате отбора и стала напоминать их товарищей по гнезду, тогда как окраска груди осталась неизменной и сходной с окраской родителей.

Конвергенция — немиметическое сходство между имитаторами. Хохлатая кукушка *Clamator jàcobinus* и ширококрылая кукушка *Hierococcyx varius* представляют собой два наиболее обычных вида кукушек Индии. Обе откладывают яйца в гнезда разных видов *Argya* и *Turdoides* —двух наиболее широко распространенных родов птиц, встречающихся вместе с ними. И оба вида кукушек, подобно их видам-хозяевам, откладывают темноголубые

яйца, которые, по Бэкеру, настолько сходны, что почти невозможно различить их иначе, как по цвету белка и по размерам, хотя в отношении последнего признака наблюдается постоянная трансгрессия.

Это сходство между яйцами кукушек, принадлежащих к разным родам, представляет собой поразительный пример конвергенции в области мимикрии. У миметических членистоногих имеется параллельный случай — внешнее сходство неродственных животных, например мух, жуков, полужесткокрылых, кузнечиков и пауков, с общей моделью, например муравьями. Такие сходства, конечно, резко отличаются по происхождению и функции от случаев мюллеровской мимикрии, где само сходство между подражателями имеет биологическое значение. Конвергенция -кукушек, скорее, родственна случаям конвергенции покровительственной окраски океанических или живущих на лишайниках форм. Эти конвергенции случайны, а не функциональны, сходства конвергентны, а не подражательны, так как они представляют собой результат независимого приспособления к сходным объектам.

Дивергенция: полиморфизм и географическое распространение. Обратное соотношение, также имеющее аналогию среди насекомых, может быть отнесено к явлениям адаптивной радиации и выражается в дивергенции внутри вида, представители которого в разных местностях откладывают яйца, подражающие различным моделям. Мы уже видели, что некоторые линии *Cuculus* постоянно откладывают яйца одного и того же типа, возлагая обязанности их насиживания и воспитания птенцов на определенный вид или определенную группу хозяев.

Но такое положение невозможно для видов кукушек, имеющих более широкий географический или экологический ареал, чем любой из подходящих хозяев. У таких видов часто наблюдаются дивергентная эволюция и полиморфизм, причем в разных местностях откладываются яйца двух или большего числа определенных типов, как это происходит у европейской кукушки. Результаты часто весьма замечательны, и я здесь вкратце приведу три случая, описанные Бэкером.

Коэль *(Eudynamis scolopaceus)* на всем ареале своего распространения откладывает яйца в гнезда разных видов или подвидов ворон, причем яйца как кукушки, так и хозяина сходным образом изменяются в разных областях. Так, яйца обоих видов — и коэля и вороны — имеют темную окраску в Таи и Ассаме, они светлее в сухих районах Северной Индии и еще светлее в пустыне Синд, тогда как на Цейлоне яйца у обоих видов либо темные, либо (в некоторых частях острова) имеют специфическую красноватую окраску. Паультон обратил внимание на интересный факт, что

среди миметических форм бабочек наблюдаются те же закономерности; он привел параллельный пример *Papilio cynorta* «с его тремя формами самок в западной Африке, Уганде и Абиссинии, которые подражают соответственно двум подвидам одной модели из *Acraeinae* и одной модели из *Danainae*» [515].

Еще поразительнее дивергенция окрасок у яиц малой кукушки *(Cuculus poliocephalus)*. Эта кукушка распространена от западных Гималаев по горам Китая до Японии. В западных районах в качестве приемных родителей используются мелкие пеночки из подродов *Phylloscopusw Acanthopneuste, и* в их гнезда откладываются белые яйца. Излюбленные кукушкой виды *Phylloscopus (Acanthopneuste) occipitalis* и *Ph. {A) magnirostris* имеют белые яйца, а у других хозяев яйца белые со слабой пятнистостью. В Японии кукушка избирает столь же обычную широкохвостую певчую камышевку *(Cettia cantans),* которая откладывает замечательно красивые темнотерракотовые или шоколадно-розовые яйца. В ее гнездах яйцо кукушки имеет сходную окраску, хотя оно и крупнее яиц хозяина. *Cettia* не встречается в Индии, и здесь сходный тип яиц откладывается кукушкой в гнезда других хозяев из рода *Horornis,* которые все имеют темношоколадные яйца.

Наконец, ширококрылая кукушка *Hierococcyx sparveroides,* откладывает, как уже упоминалось, яйца оливкового цвета в гнезда *Arachnothera* и голубые яйца в гнезда тимелии.Здесь нужно отметить один очень интересный момент. Голубые яйца откладываются этой кукушкой в области от северо-западных Гималаев до Ассама; бурый же тип ограничен Ассамом потому, что из всего ареала распространения кукушки лишь здесь *Arachnothera* настолько многочисленны, что могут обеспечить необходимое количество гнезд. В Ассаме, в силу этого, линии кукушек с голубыми и оливковыми яйцами • живут совместно и приблизительно одинаково многочисленны. И Бэкер сообщает, что, несмотря на это, яйца промежуточного типа никогда не встречаются, «и нам никогда не случалось найти голубое яйцо в гнезде *Arachnothera* или бурое яйцо в гнезде тимелии».

Аналогию этому удивительному примеру полиморфизма Паультон находит среди бабочек у индо-малайского *Papilio polytes,* «у которого одна форма самки на большом пространстве подражает *P. aristolochiae,* а другая форма подражает *P. hector* в пределах небольшой части этой области, где обе модели живут бок о бок» [515].

Специфические условия отбора имеются в случае бэтсовской мимикрии. Если численность менее защищенных имитаторов } величивается по сравнению с численностью более защищенной модели, защитные свойства миметического сходства снизятся, и оно окажется даже вредным, когда эта окраска ассоциируется в памяти хищников с чем-то чаще съедобным, чем несъедобным.

Поэтому создается оптимальное соотношение между численностью модели и имитатора, которое и ограничивает размножение последнего.

Если, однако, миметический вид диморфен или полиморфен, то его различные формы копируют разные модели, и выгоды, получаемые от мимикрии, повышаются. У насекомых эта выгода заключается в увеличении числа моделей, которым подражает мимикрирующий вид, у кукушек же— в увеличении числа хозяев, которых может использовать паразитическая птица.

Наконец, такой полиморфизм может выгодно сочетаться с другим типом полиморфизма, а именно с сезонным полиморфизмом, упоминавшимся выше в этой книге. Здесь различие форм определяется разной интенсивностью отбора в разные сезоны, причем предостерегающая окраска сменяется покровительственной в связи с колебаниями численности доступной для хищников добычи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Факты и доказательства, приведенные в этой книге, кумулятивны по своему действию. Если взять любое явление изолированно, оно может показаться незначительным. Но взятые в совокупности, рассмотренные в связи друг с другом и с родственными явлениями в других областях, они образуют мощный арсенал доказательств, который делает несомненным, что приспособительная окраска является одним из важнейших свойств высших животных и что она представляет собой по существу одно из главных достижений эволюции организмов. В заключение я попытаюсь свести воедино различные направления, по которым шло изучение проблемы, и попытаюсь связать факты приспособительной окраски с общими закономерностями, внешним выражением которых они являются.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ОКРАСКА И ОПТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

Освещенные предметы воспринимаются глазом в том случае, •если они так или иначе отличаются от своего окружения. Зрительные восприятия, позволяющие нам судить о размерах и форме, цвете и характере поверхности, положении и природе объемного тела,—это восприятия окраски и тона, освещения и затенения, поверхности,контура и отбрасываемой тени. Мы убедились, что криптические животные, которых действительно трудно, а иногда почти невозможно заметить в природе, достигают этого результата благодаря именно такому расположению пигмента и рисунка, которое в силу оптических причин лучше всего приспособлено для маскировки свойств данного предмета, обусловливающих его видимость. Другими словами, эти животные маскируются благодаря сходству окрасок животного и среды, причем свет и тень нейтрализуются противотенью, непрерывность, поверхности и контура маскируется расчленяющими рисунками, прерывистость поверхностей маскируется составными рисунками, а отбрасываемые тени скрываются многими различными способами, включая изменения строения тела и поведения.

Обращаясь к признакам, усиливающим заметность, мы видим, что в общем здесь используются яркие и насыщенные цвета,

бросающиеся в глаза комбинации черного, красного, оранжевого, белого и желтого цветов. Используемые расцветки ярки, но несложны; часто они имеют форму широких поперечных или продольных полос, пятен или глазков.

В особенности следует помнить, что круглое пятно в виде мишени, соответствующим образом окрашенной и выставленной напоказ, представляет собой идеальную демонстрацию — своего рода «концентрат» заметности. Глаза многих животных часто образуют такой рисунок. В соответствии с этим у многих покровительственно окрашенных позвоночных, принадлежащих к самым различным группам,— у рыб, лягушек, змей, черепах, птиц и млекопитающих, а также и у некоторых насекомых, глаза камуфлируются, как мы показали, посредством специально приспособленных для этой цели расчленяющих окрасок. Но в тех случаях, когда требуется не маскировка, а, наоборот, демонстрация — для ухаживания, предостережения или угрозы, для распознавания или чтобы отвлечь внимание—ич всех возможных рисунков (и это очень показательно) мы встречаем обычно именно этот глазчатый рисунок.

Более того, эти похожие на мишень глазчатые пятна могут встречаться и встречаются почти во всех группах животных, в том числе у представителей многих семейств лягушек и рыб, у птиц у дневных и ночных бабочек и их гусениц, у богомолов, жуков, прямокрылых, ракообразных и у головоногих моллюсков; они могут находиться на любых наружных покровах (на чешуе или коже, хитине или перьях) и на самых различных частях тела (на плавниках и боках тела—у рыб, на хвосте или крыльях—у птиц, на надкрыльях или крыльях—у насекомых и на сегментах тела—у различных гусениц).

Кроме того, существуют явления миметического и специализованного сходства. Нет необходимости повторять здесь сказанное в соответствующих разделах, где иллюстрируется то, что я пытался высказать выше. Правильность основного принципа о целесообразности приспособительной внешности подтверждается многими, не зависящими друг от друга категориями доказательств. Мы видели, например, что внешние эффекты определенного типа достигаются у разных животных с помощью совершенно различных видоизменений окраски, строения и инстинктов. Мы убедились также, что подобные сходства достигаются, несмотря на глубочайшие различия в строении, дивергенцию и отличия в образе жизни. И в то же время внешнее выражение их таково, что они могут быть безошибочно истолкованы как способы воздействия на зрение, которые совершенствовались в соответствии с совершенствованием зрительных способностей естественных врагов (или реже — добычи), и что их основная цель — обман.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ОКРАСКА И ЗРИТЕЛЬНОЕ ВОСПРИЯТИЕ

Черные, желтые и кирпичнокрасные цвета бабочки-геликониды столь же неуместны в витрине .музея, как железнодорожный сигнал в девственных лесах тропиков. Эти предметы предназначены для определенных зрителей. В первом случае они должны привлекать внимание потенциальных врагов, а во втором — железнодорожников. Вне своей нормальной среды они становятся бесполезными и бессмысленными. Но независимо от того, используются ли они животными или человеком, подобные зрительные сигналы не лишены значения, служа в одних случаях для демонстрации, а в других—для маскировки или для обмана.

Современные исследования зрительного восприятия подтвердили мнение, что признаки, служащие в качестве зрительных сигналов, развивались параллельно с высоко специализованными органами зрения тех животных, для которых они предназначаются. Эта связь между внешностью и восприятием верна не только в общем, но и в отношении частных случаев. Например, эволюция демонстративной внешности цветков, со всеми ее изощренными приманивающими свойствами, воздействующими на обоняние, вкус и зрение, совершенно немыслима вне связи с организмами, способными воспринимать ее и реагировать на нее. Более того, оптические особенности демонстрируемых структур соответствуют особенностям восприятия того организма, который они должны привлекать.

Так, мы уже упоминали, что цвета красной области видимого спектра хорошо воспринимаются дневными птицами, и цветки орнитофильных растений, как правило, окрашены в оранжево-красный, киноварный или алый цвета. Сходные отношения еще более точно выявлены в поразительных результатах, полученных Герц при ее опытах обучения пчел [246, 247]. Пчелы слепы по отношению к красному цвету, но спектр видимых ими волн заходит далеко в ультрафиолетовую зону. Желтый и синий цвета пчела воспринимает подобно человеку. Наряду с этим, Герц показала, что белые поверхности воспринимаются пчелами по-разному, в зависимости от того, отражают ли эти поверхности ультрафиолетовые лучи или поглощают их. Белые предметы, отражающие бо́льшую часть ультрафиолетовых лучей и поэтому испускающие весь спектр, видимый пчелой, кажутся ей нейтральными и непривлекательными. Но белые поверхности, которые поглощают ультрафиолетовые лучи, представляются пчеле сине-зелеными и привлекают ее. В Европе цветки, посещаемые пчелами, распадаются по окраске на три основные группы — оранжево-желтые, сине-фиолетовые и белые или бледно окрашенные. Цветки первых двух групп отражают свет, который действует на пчел привлекающе. Еще более показательно, однако, что лепестки цветков последней группы отражают сравнительно мало 5льтрафиолетовых лучей, почему эти цветки также кажется пчелам ярко окрашенными и привлекают их.

Сказанное о цвете справедливо и в отношении рисунка. Если необходима заметность на далеком расстоянии, например в случае признаков, имеющих функцию предостережения, отпугивания или опознавания, то используются резкие, яркие и простые расцветки. Наоборот, в случае признаков, предназначенных для действия на близком расстоянии и обеспечивающих незаметность в течение дня, а в особенности в случае специализованных подражаний, используются очень топкие и детальные рисунки. Необычайное совершенство, достигнутое многими насекомыми и другими животными в их специализованном сходстве с корой, лишайниками, листьями, экскрементами и другими предметами и обусловленное сочетанием действия окраски, рисунка и позы, предполагает у птиц (их наиболее обычных естественных врагов) ту исключительн}ю остроту зрения и способность восприятия формы, которыми птицы, как нам известно на основании других данных, и обладают в действительности.

Переходя к звуку, мы снова встречаемся с этой тесной взаимосвязью передачи и приема сигнала. Достаточно лишь вспомнить развитие беззвучного полета у сов или развитие погремушек у гремучих змей. Как беззвучность полета, так и погремушки посвоему связаны со слухом врага или добычи.'

РИСУНОК И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

В ходе изложения я неоднократно подчеркивал явную независимость систем приспособительной окраски от анатомических структур, лежащих под приспособительно окрашенными покровами. Мы видели, что близкородственные животные, сходные друг с другом анатомически, но сильно различающиеся экологически (например, представители кошек среди млекопитающих или бражники среди бабочек), носят одеяния, окраска которых меняется в соответствии с местообитаниями и образом жизни, а отнюдь не с деталями анатомического строения этих животных. Мы убедились и в том, что расположение специализованных расцветок, как, например, расчленение поверхностей или скрадывание контуров, совершенно не зависит от анатомического строения той части тела, на поверхности которой они находятся.

Это лучше всего видно на примере того расположения цветов, которое я описал в разделе о составных рисунках. Такие рисунки, как легко вспомнить, пересекают различные органы или части тела, так что в результате внешний вид животного всецело подчиняется задаче создания зрительной иллюзии. При этом

составные рисунки тесно гармонируют со средой, и часто трудно сказать, что́ более поразительно — несоответствие одеяния несущей его морфологической основе или его соответствие экологическому фону, на котором оно видимо.

Несоответствие менаду анатомическим строением и расцветкой столь же типично и для миметических окрасок, при которых животное одевается в «маскарадный костюм», имеющий целью придать ему обманчивую внешность. Иная форма связи между анатомическим строением и окраской обнаруживается в таких явлениях, как вспыхивающие окраски или признаки, демонстрируемые в особых случаях, но обычно скрываемые. Здесь мы находим очень точное соответствие между расположением бросающихся в глаза рисунков и формой частей тела, на которых они появляются в случае необходимости и между которыми они прячутся, когда животное находится в покое.

Короче говоря, там, где строение тела мешает обману, его детали маскируются; но там, где строение тела усиливает действие окраски, отдельные морфологические элементы не затушевываются, не прячутся, а, напротив, выставляются и используются.

РИСУНОК И СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ БЛИЗОСТЬ

Анализ распространения типов окраски в пределах какой-либо группы животных приводит к тем же выводам, что и анализ их расположения на теле отдельной особи. Мы видели, что отдельный элемент составного рисунка переходит через анатомические границы между различными частями тела, создавая этим переходом целостную внешность, несмотря на фактические глубокие различия. Подобным образом у животных из разных родов, семейств и отрядов сходные типы окраски встречаются совершенно независимо от систематических различий и намечают связи между совершенно неродственными группами так, что создается впечатление полной независимости этих типов окраски от зоологической системы. Эти замечания приложимы не только к одному или немногим типам окраски, но и вообще ко всем явлениям приспособительной окраски в целом в самых разнообразных ее проявлениях, как мы неоднократно видели на предыдущих страницах.

Так, например, предостерегающие окраски и связанные с ними свойства аносематических животных не являются прерогативой какой-то определенной группы. Наоборот, они встречаются снова и снова, во многих классах и в разных отрядах одного класса. То же самое справедливо и в отношении ярких расцветок, обычно скрытых, но демонстрируемых в особых случаях. Все это относится также к разным типам общего покровительственного сходства, скрадывающего затенения, расчленяющей

окраски и устранения теней, к заимствованной маскировке и заимствованным демонстрациям, к отвлекающим и направляющим рисункам, к специализованному сходству, к миметическим и приманивающим типам окраски.

Если взглянуть на тот же предмет с иной точки зрения—с точки зрения адаптивной дивергенции, а не конвергенции,— то обнаруживается, что, подобно тому, как расчленяющие рисунки и миметические расцветки оптически расчленяют то, что на самом деле представляет собой непрерывную поверхность, дробят целое на кажущиеся изолированными части, так же и в пределах определенной группы родственных животных мы встречаемся с широчайшим диапазоном различных типов окраски. При этом систематически наиболее близкие виды могут чрезвычайно резко отличаться друг от друга по внешности; а в крайних случаях мимикрии и специализованного сходства животное может обладать внешним сходством с представителями совсем другого класса животных или даже с растениями. Короче говоря, каковы бы ни были их внешнее выражение и функции, все эти системы приспособительной окраски игнорируют узы кровного родства и как бы срывают оковы, накладываемые систематическим положением.

ОКРАСКА И ПРИСПОСОБЛЕНИЕ

Но все эти свойства характерны не только для явлений окраски. Я подчеркивал их не только в силу их самостоятельного значения, но и потому, что они, по аналогии, объединяют окраску с другими приспособительными признаками. Дело в том, что эти закономерности применимы почти ко всем явлениям приспособления в целом. Это положение станет яснее, если мы кратко рассмотрим какие-нибудь другие приспособительные признаки, например органы, служащие для прикрепления.

Типичным свойством приспособительных признаков является разнообразие функций, которым может служить определенное средство. Органы прикрепления, подобно приспособительным окраскам, применяются различными животными для самых разнообразных целей. Они могут стать средством передвижения, прикрепляясь к движущемуся предмету, например у *Remora,* они могут и предупредить передвижение путем прикрепления к неподвижному предмету. Они могут служить для прикрепления паразита ко внутренностям его хозяина, для прикрепления животного ко дну горного потока или к коре лесного дерева, как у многих паразитических червей, рыб и лягушек. Они могут быть применены для нападения или защиты, для удерживания добычи или партнера, для ползания или для фиксации на месте.

И подобно тому, как в области окрасок мы находим, что определенный эффект, например маскировка, достигается применением

одного или нескольких совершенно различных оптических принципов — сходства окрасок, противотени, скрадывашш контура, составных окрасок, и т. п., так и в этом случае мы видим, что используется ряд подходящих механических способов — трение или прилипание, охватывание или присасывание, прикрепление крючками или приклеивание.

Подобно явлениям окраски, эволюция этих приспособлений включала в себя изменение множества морфологически совершенно различных структур, например кисти (как у древесного дамана *Dendrohyrax),* ноги (как у моллюска *Patella),* большого пальца (как у летучей мыши *Thyroptera),* нижних поверхностей пальцев (у гекконов) или их расширенных концов (у многих древесных лягушек), туловища (у рыб горных потоков, например *Garra* и *Gastromyzon)* или хвоста (у ящерицы *Lygodactylus),* голени и лапки (у различных насекомых), спинного плавника (у *Echeneis)* или брюшных плавников (у *Cyclopterus).*

Другой основной вопрос, который уже неоднократно упоминался в связи с проблемой окраски, это сложный характер приспособительных признаков. Органы прикрепления могут усложняться как морфологически, так и гистологически, включая глубокие изменения формы и функции, происходящие одновременно в ряде отдельных частей тела и его тканей.

И, как это обычно бывает в случае приспособительных признаков всякого рода, наблюдается сходная независимая эволюция соответствующих органов во многих группах организмов, столь неродственных, как ящерицы и пиявки, клопы и летучие мыши, головоногие моллюски и гусеницы, головастики и ленточные •черви. Более того, часто эти образования представляют самые замечательные примеры конвергенции не только по общей форме и функции, но и по деталям микроскопического строения и механизма действия, что можно проследить на прикрепительных аппаратах головастиков и рыб, живущих в быстрых потоках.

Если подойти к вопросу с точки зрения адаптивной радиации в пределах группы, аналогия будет столь же близкой. Различные типы окраски, служащей для маскировки, для демонстрации или для подражания, со всеми подразделениями этих функций, повторяются снова и снова в пределах "разных групп животных, у змей и гусениц, кузнечиков и богомолов, жуков, птиц и т. д. Подобно этому, в эволюции (например, конечностей или зубов) представители разных отрядов позвоночных проявляют, как хорошо известно, столь же изумительный диапазон радиации, связанной с различиями среды обитания (суша, вода или воздух) или различиями способов питания (плотоядного, насекомоядного или растительноядного) со всеми градациями и переходами между ними.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ОКРАСКА II ОБРАЗ ЖИЗНИ

Явления приспособительной окраски, вообще говоря, разделяются по их видимым результатам на три основные категории: маскировку, демонстрацию и подражание. Биологическая функция таких укрывающих, способствующих опознаванию и обманывающих свойств сильно меняется в зависимости от обстоятельств. Уменьшение заметности может облегчить ловлю добычи или спасение от хищника. Повышенная заметыость может предостеречь врага. Обманчивая и миметическая внешность могут вводить наблюдателя в заблуждение относительно местонахождения, позы или видовой принадлежности животного. Если эти окраски действительно имеют приписываемые им функции, то мы должны ожидать, что и образ жизни животного будет соответствовать этой функции.

Ясно, что покровительственная окраска свойственна главным образом животным, которые неподвижно отдыхают днем в среде, с которой гармонирует их одеяние, пробуждаются в сумерках и ведут ночной образ жизни; она свойственна также видам, открыто насиживающим свои яйца или воспитывающим молодь. Другими словами, покровительственные окраски, очевидно, либо связаны с необходимостью маскировки в течение более или менее длительных периодов вынужденной неподвижности, либо, у хищников, используются для приближения, устройства засады или приманивания жертвы. Эта связь между критическим сходством и ночным образом жизни, с одной стороны, и агрессивной тактикой — с другой, конечно, никоим образом не ограничивается одной или несколькими группами животных, но очень широко распространена среди самых различных классов.

Напротив, апосематические виды, как правило, активны днем; подобно цветкам, опыляемым птицами или насекомыми, они выставляют себя напоказ к своей выгоде. Более того, часто эти животные ведут стадный образ жизни; они неповоротливы в движениях, медлительны в полете; они сообщают о своем присутствии не только демонстрацией окрасок, но также звуками и запахами.

Миметические формы также в основном ведут дневной образ жизни, но особенно интересно то, что образ жизни миметических форм часто находится в резком противоречии с образом жизни их родичей, активных ночью; таким образом, потребовалось коренное изменение их поведения в направлении, сближающем их с совершенно неродственным видом — моделью. Это наблюдается, например, у многих летающих днем молей и жуков. Следует помнить также, что такие имитаторы летают не только в то же время, но и в тех же местах, что и их модели.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ОКРАСКА И СПЕЦИАЛИЗОВАННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Если три основных типа окраски рассмотреть в связи со специфическими позами и реакциями видов, обладающих ими, мы сталкиваемся со следующей важной категорией явлений. У криптически окрашенных животных выработались инстинкты, затрудняющие их обнаружение. Мы можем вспомнить, например, направление противотени у животных, отдыхающих в перевернутом положении; приспособительную ориентацию бабочек, окрашенных под цвет коры; специализованные инстинкты животных, одевающихся в заимствованные извне материалы, или у видов, отдыхающих на специально изготовленном фоне, который напоминает их собственную окраску. Сюда же следует включить и временные покровительственные реакции, в том числе специальные обманчивые позы, а также инстинктивную неподвижность и бесшумность, используемые в случае опасности многими птицами, ящерицами, насекомыми и другими животными.

У различных категорий ярко окрашенных животных мы наблюдаем образ действия, во многих отношениях прямо противоположный только что описанному. Сюда относятся, например, специальные типы демонстраций, часто сочетающиеся с особой ориентацией тела, но всегда имеющие целью максимальную возможную заметность. Посторонний материал используется здесь не для маскировки, а для демонстрации. Во время опасности у этих животных неподвижность заменяется предостерегающими движениями, бесшумность—предостерегающими звуками, наконец, "имеют место реакции показа отвлекающих или направляющих рисунков.

Реакции миметических видов часто сходны с реакциями апосематических животных, хотя, конечно, в случае бэтсовской мимикрии такие демонстрации представляют чистейший блеф. Но, как мы видели, роль разыгрывается чрезвычайно тщательно и с высоким совершенством, например, когда осовидный жук выполняет всю пантомиму ужаления своим безвредным брюшком.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ОКРАСКА И ЗАЩИТНЫЕ СВОЙСТВА

Покровительственная окраска и специализованные критические сходства — это свойства, обычно связанные либо с беззащитностью, либо с незаметностью нападения. Другими словами, криптическими оказываются те виды, которые особенно нуждаются в маскировке для безопасности или для добывания пищи. Если бы эта связь между окраской *ж* другими средствами защиты или нападения встречалась только в одной большой группе животных, то это \же было бы весьма доказательно. Но это не является исключением. Как мы видели, такая связь обнаруживается во множестве групп животных. Нельзя не прийти к выводу, что маскировка есть внешний, видимый результат глубокого экологического значения и что ее функции непосредственно связаны с проблемой выживания.

Если мы обратимся к животным, обладающим предостерегающей окраской, то увидим противоположные явления. Предостерегающие окраски демонстрируются представителями различных групп, обладающими такими свойствами, что для многих, а может быть, и для всех потенциальных врагов они оказываются более или менее неподходящей добычей. Если животные, имеющие покровительственные окраски, по разным экологическим причинам нуждаются в маскировке, то для апосематических форм, по другим причинам, как правило, необходима заметность.

Здесь оборонительное снаряжение состоит из двух частей: из пассивного психологического предостережения, долженствующего предупредить атаку, и из физических качеств, приспособленных для отражения нападения, если оно произойдет. Такие животные «громко лают и больно кусают». Предупреждение может быть зрительным, в форме заметных окрасок, ярких расцветок и специализованных демонстраций; оно может быть также звуковым или обонятельным, выражаясь в устрашающих звуках и отталкивающих запахах.

Оружие, применяемое для активной защиты, многообразно. Сюда принадлежат: яд, часто сочетающийся со специальными образованиями, например ядовитыми зубами, жалами, шипами или стрекательными клетками для введения яда в тело жертвы; раздражающая или отталкивающая секреция, которую в некоторых случаях можно выбросить в хищника; отвратительный вкус, из-за которого животное становится непригодным в пищу; защитный покров в форме прочного наружного скелета или игл, который делает тело животного неперевариваемым или недоступным; наконец, сюда же относятся такие качества, как живучесть, способность переносить ранение и регенерация утраченных частей. С другой стороны, виды, обладающие бэтсовской мимикрией, как правило, беззащитны. Здесь обороноспособность заменена обманом,

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ОКРАСКА И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ВЫЖИВАНИЯ

Изучая различные явления покровительственной предостерегающей и миметической окраски, мы должны принимать во внимание не только их природу, но и функцию. В какой мере эти оптические

эффекты имеют реальную ценность для организма, их проявляющего? Когда впервые были предложены теории покровительственного сходства, предостерегающей окраски, бэтсовской и мюллеровской мимикрии, против них существовало одно очень серьезное возражение, а именно отс}тствие доказательств того, что эти системы окраски действительно выполняют приписываемые им функции. Это возражение ныне неприемлемо. За последние 50 лет было проведено огромное количество наблюдений в поле, и к проверке этих теорий был привлечен экспериментальный метод. Я уже изложил некоторые детали соответствующих исследований, имеющие важнейшее значение для нашего предмета.

Если раньше, при отсутствии точных данных, просто предполагали, что различные типы покровительственной окраски полезны в борьбе за существование, то теперь роль покровительственной окраски была во многих случаях критически исследована. Мы располагаем положительными данными, определенно указывающими на биологическую ценность маскировки как средства защиты от хищников, охотящихся с помощью зрения. Необходимо напомнить здесь лишь работы Паультона и Сандерс [526], Чеснолы [91], Юнга [681], Сэмнера [599, 600, 601], Каррика [88] и Изели [283], не говоря о различных наблюдениях Фрохаука (см. Колленетт [104]), Бингхема (см. Паультон [506]), Чизмена [94] и др., которые подтверждают указанные положения.

Существующие в настоящее время доказательства не менее ясны и в отношении предостерегающей окраски. Эти доказательства, прямые или косвенные, полученные путем сравнительного изучения естественных группировок животных или посредством экспериментального кормления, путем наблюдения диких животных или путем изучения содержимого желудков, ясно показывают, что различные насекомоядные и плотоядные хищники проявляют разборчивость при выборе пищи, что они быстро выучиваются распознавать и избегать несъедобную добычу и что апосематические животные в самом деле в значительной мере избегают нападений. Это, в общем, справедливо для широкого круга потенциальных жертв и потенциальных хищников. В связи с этим мы можем упомянуть работы Ллойд Моргана [414], Пококка [478], Элтрингема [161], Шеффера [557], Лонгстаффа [354], Кэрпентера [79], Паультона [516], Филлипса [469], Клюйвера [313], Джонса [290, 291], Котта [111. 112, ИЗ, 116] и др., которые хорошо подтверждают теорию предостерегающей окраски.

Наличие съедобных видов, прибегающих к обману, и беззащитных подражателей хорошо защищенных видов делает еще более несомненным, что различные хищники обманываются разными типами обманчивой внешности. Другими словами, специализованное сходство и миметические признаки, а также другие средства создания иллюзии следует рассматривать как результаты особенностей психологии зрительного восприятия. Хотя эта сторона проблемы нуждается в дальнейших экспериментальных исследованиях, она уже сейчас серьезно подтверждает приспособительное толкование обманчивой внешности, что доказывается исследованиями Маршалла и Паультона [395], Пококка [482], Суиннертона [607, 608], П. Дарлингтона [134] и др., в то время как явления гнездового паразитизма и мимикрии яиц у кукушек представляют поучительный и хорошо изученный пример адаптации несколько специализованного типа.

ЛИТЕРАТУРА

1 Alcock 4 1896 An Instance of the Natural Repellent Effect of «Warning Colours» *Journ Asiat Soc Bengal,* LXV, pp 539—540
2. — 1902 A Naturalist m Indian Seas london pp XXIV + 328, 98 figs, 1 map
3 Allen G M 1920 An Insular Race of Cotton Rat from the Florida Kejs *Journ Mamm*, Baltimore, 1, pp 235—2 36
4 Allen Harrison 1887 On the Coloration of Mammals *Science,* IX, p 36
5 Allen J A 1874 On Geographical Variation in Color among North Ame ncan Squirrels, with a List of the Species and Varieties of the American Squimdae p^urring North of Mexico *Pioc Bost Soc Nat Hist*, XVI, pp 276—294
6. Annandale NeLon 1897—1901 Notes on the Habits of Malayan Pliasmidae, and of a Flower-like Beetle Larva. *Proc Royal Phys Soc Edmburgh,XIV,* pp 439—444
7 — 1°00 Observations on the Habits and Natural Surroundings of Injects made during the «Skeat Fxpedition» to the Malay Peninsula, 1899—1900 *Pioc Zool Sor London,* pp 837—868, 2 figs
8 — 190o Notes on some Oriental Geckos in the Indian Museum, Calcutta, with Descriptions of New Forms *Ann Mag Nat Hist*, XV (7), pp 26—32
9 Arrow Gilbert J 1927—1928 Mimicry in Beetles *Nat Hist Mag* (British Museum), 1, pp 166- 172, 3 figs
10 Atkinson G F 1888 New Instances of Protective Resemblances in Spiders *Amer Nat*, XXII, pp 545—546
11 Badock H D 1917 Ant like Spiders from Malaja, collected by the Annandale-Robmson Expedition 1901—1902 *Proc Zool Soc London*, pp 277—321, 12 figs
12 Baker E C Stuart 1923 Cuckoos Eggs and Evolution *Proc Zool Soc London,* pp 277—294, 4 Pis
13 — 1931 The Game Birds of the Indian Empire V The Waders and other semi sporting Birds Part XV *Journ Bombay Nat Hist Soc* XXXV, 241—253, 1 PI
14 Balss H 1927 Crustacea Decapoda in Kukenthal-Krumbach'g Handbuch der Zoologie 3, 1 Halfte, Ph}siologie, Biologie pp 925—977
15 Banks E 1925 Variation in the Colours of Palaearctic Birds m relation to the Conditions in which they live *Proc Zool Soc London,* pp 311—• 322, 2 figs, 2 tables
16 Banks Nathan 1892 Mimicry in Spiders *Proc Ent Soc Washington,* II, pp 174—176
17 — 1908 Some Phases of Protective Resemblance m our Spiders *Proc Ent Soc Washington* IX pp 2—9
18 Bannerman D A 1930—1933 Birds of Tropical West Africa London, Vols I—III
19 Barbour T 1926 Reptiles and Amphibians New York, pp XVI + 125
20 — and Loveridge Arthur 1928 A Comparative Study of the Herpetological Faunae of the Uluguru and Usimbara Mountains, with Descriptions of new Species *Mem Mus Comp Zool Harvard College,* 1, (2), pp 87—26o

21 Barrett-Hamilton Gerald E H 1911 A Historj of British Mammals Pts MI, Mil, pp 25—120
21a Barrows Walter Bradford 1913 Concealing Action of the Bittern *(Botauгиь lentigmosus) The Auk,* XXX, pp 187—190
22 Basedow Herbert 1925 The Australian Aboriginal Adelaide, pp XX -^ + 422
23 Bates H W 1862 Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Val ley Lepidoptera" Heliconidae *Trans Linn Soc, Zool,* XXIII pp 495—566
24 — 1892 The Naturalist on the River Amazon London' pp LXXXIX — -r 395, 1 PI, !3 figs
25 Bateson W 1889—1890 Notes on the Senses and Habits of some Crusta cea *Journ Mar Biol Assoc*, I, pp 211—2H
2b — 1884—1890 The Sense-organs and Perceptions of Fishes, with Remarks on the Supply of Bait *Journ Mar Biol Assoc* '1' pp 225—25b, 1 PI
27 Bauer Victor 1910 Ueber das Farbenunterscheidungs\ermogen der Fi^che *Arch ges Physiol Bonn*, **133** pp 7—26
28 Beal F E L. 1907 Birds of California m Relation to the Fruit Industry *U. S Dept Ague, Biol Suiv, Bull,* **30,** pp 1—100
29 — 1912 Food of our more important Flycatchers *Ibid* ,44 pp. **1—67** 5 Pis
30 — 1915 Food of the Robins and Bluebirds of the United States *Ibid,* **171,** pp 1—31
31 — 1915 Food Habits of the Thrushes of the United States *Ibid*, **280,** pp 1—23, 2 figs
32 — 1918 Food Habits of the Swallows, a Family of valuable Native Birds *Ibid*, 619, pp 1—28
33 Beddard Frank E 1892 Animal Coloration London, pp VIII + 288, 4 Pis, 36 figs
34 Beebe W 1908 Preliminary Report on an Investigation of the Seasonal Changes of Color m Birds *Amer Not*, XIII, pp 34—56
35 — 1917 Tropical Wild Life m British Guiana New York pp XX + + 504.
36 — 1925 Studies of a Tropical Jungle *Zoologica, New York,* 1, (6), pp 1—193, 2 Pis, 17 figs
37 — 1928 Beneath Tropic Seas A Record of Diving among Coral Reefs of Haiti New York, pp XIII + 234 with illustrations
38 — 193o Half Mile Down New Yoik, pp XIX + 344 8 Pis, 123 figs
39 — and M B 1910 Our Search for a Wilderness New York, XIX + + 408, 160 figs
40 Behre Elhnor И 1Ч33 Color Recognition and Color Changes in certain species of Fishes *Copeia Ann Atboi, Mich,* pp 49—58
41 Belcher Charles and Smooker G D 1936 Birds of the Colony of Trinidad and Tobago Part III *Ibis* Ser 13, M, pp 1—35
42 Бечяев M M 1927 Em Experiment uber die Bedeutung der Schut/far bung. *Biol Zentralbl* 47 pp 107—113 2 figs
43 Bell T R 1906 Observations on Indian Butterflies *Ent Month Mag*, 42, pp 121—128
44 Bell T R. D and Scott F B 1937 The Fauna of British India Moths V I ondon, pp XVIII + 537 17 Pis, 14 figs
45 Belt T 1874 The Naturalist m Nicaragua London pp XVI + 403
46 Benson Seth B 1932 Three new Rodents from Lava Beds of Southern New Alexico *Unw Cal Pub Zool*, **38** pp 335—344 2 Pis
47 — 1933 Concealing Coloration among some Desert Rodents of the South-western United States *Ibid* 40, I, pp 1—70, 2 Pis, 8 figs

48 Bequaert J 1922 The Predaceous Enemies of Ants *Bull Amer Mus Nat Hist,* XLV, pp 271—331, 3 Pis

49 — 1930 Are Ants better protected against the Attacks of their Predaceous Enemies than other Arthropods' *ZoologuUier Anzeigei,* 88, 7/8, pp 163—176

50 Берг Л С 1926 Nomogenesis or Evolution determined by Law Lori don XVIII -r- 477, 33 figs

51 Bierens de Haan J A 1925 Experiments on "Vision in Monkeys 1 The C olour Sen^c^e of the Pig tailed Macaque *Jou/n Comp РьуЫг ,* 5, PP *m—'ioi*

52 — 1926 Versuchc uber den Farbensmn and das p^chische Leben \on *Octopus vulgaris Zeits f vergl Physwl* , 4, pp 766—796, 2 fig,

53 —• und Fnma Margareta 1930 Versuche uber den Farbensinn der Lemuren *Zeits f vergl Physwl ,* 12 pp 603—631, 8 figs

54 Bingham Harold C 1913 Size and Form Perception in *Gallus domebticus Journ Anim Behav ,* III, pp 65—113, 4 figs

55 Blakiston T and Alexander T 1884 Protection by Mimicry — A problem m Mathematical Zoology *Nature,* 29, pp 405—406

56 Blasser A 1927 Die partielle relatne Farbenblmdheit der Huhner *Zool Jahrb Ab Alg Zool ,* XLIII, pp 69—120

57 Borradaile L A 1923 The Animal and its Environment London, pp VII + 399, 4 Pis , 426 figs

58 Boulenger G A 1911 On a new Tree-Frog from Trinidad, l'vmg m the Society's Gardens *Proc Zoo/ Soc London,* pp 1082—1083, 1 PI

59 Bozler bmil 1928 Ueber die Tatigkeit der emzelnen glatten Muskelfaser bei der Kontraktion II Mitteilung Die Chromatophorenmuskeln der Cephalopoden *Zeits f vergl Physwl* , 7, 379—406, 7 figs

60 Bridges Elizabeth 1911 Experiments in 1909 and 1910 upon the Colour Relation between Lepidopterous Larvae and Pupae and their burroundmgs *Trans Ent Soc London,* pp 136—147

61 Bristowe W S 1924 Notes on the Habits of Insects and Spiders in Brazil *Trans Ent Soc London* pp 475—504

• 62 Brongersma L D 1937 Herpetological Notes XVI On a small Col lection of Amphibia from Central East Borneo *ZoologisJie Mededeehngen,* XX, pp 6—10, 1 PI

63 Brunner A Fraser 1933 A Revision of the Chaetodont Fishes of the Subfamily Pomacanthmae *Pioc Zool Soc London,* pp 543—599, 1 PI, 29 figs

bi Brunner von Wattenwyl C 1897 Betrachtungen uber die Farbenpracht der Insekten Vienna, pp 16, 9 Pis

65 Bryant Harold C 1911 The Horned Lizards of California and Nevada of the Genera *Phrynosoma* and *Anota Umv Cal Pub Zool ,* 9,1, pp 1—84, 9 Pis 6 figs

66 Buddenbrock W von 1928 Grundnss der vergleichenden Physiologie Berlin pp VIII + 830, 3 Pis , 254 fig;,

67 Budgett J S 1899 Notes on the Batrachians of the Paraguayan Chaco, with Observations upon their Breeding Habits and Development especially with regard to *Phyllomedusa hypochondriahs* Cope *Quart Journ. Micr Sci ,* XLII, pp 305—333, 5 Pis

68 Bull Herbert O 1935 Studies on Conditioned Responses in Fisches Part III Wave-length Discrimination in *Blenmus phohs* L *Journ. Mar Bwl Ass UK,* XX (N S), pp 347—364

oi Burger Otto 1903 Ueber dis Zusammenleben von *Antholoba reticulata* Couth und *Hepatus chilensis* M E *Bwl Centralbl* , XXIII, pp b78—679

70 Burt W II 1932 McAtee on the effectiveness in ^ature of the «o-called Protective Adaptations m the Animal KinŞ'dom, chiefh as illustrated bv the Food Habits of Nearctic Birds *Condor,* 34, pp 196—198

71 Burtt Eric 1938 Irritant Exudation from a Millipede *Nature,* 142, p 796

72 Butler A G 1868 The Lars a of *Abraxas grossulanata* distasteful to Frog4 *Ent Monthly Mag ,* \, pp 131—132

73 — 1869 Remarks upon certain Caterpillars, etc , which are unpalatable to their Enemies *Trans Ent Soc London,* pp 27—29

74 Buttel-Reepen H \ 1915 Haben die Bienen emen Farben- und Formensmn? *Die Natutwissenschenschaften Berlin* 3, pp 80—82

75 — 1916 Smd die Bienen wirkhch Farbenblmd? *Ibid,* 4, pp 289—291

76 Buxton P A 1923 Animal Life in Deserts London, pp XV — 176,. 43 figs.

77 Cambridge F Pickard 1902 On the Spiders of the Genus *Latrodectus,* Walckenaer *Pioc Zool Soc London,* pp 247—261, 2 Pis

78 Campbell Gordon 1929 Mj Mystery Ships London, pp XX -f 300 9 Pis , 20 figs

79 Carpenter G D Hale 1921 Experiments on the Relative Edibility of Insects, with special reference to their Coloration *Tians Ent Soc London,* pp 1—105

80 — 192J Mimicry *Nature,* **123** pp 661—563

81 — 1935 Attacks, of Birds upon Butterflies *Nature,* **135,** p 194

82 — 193Э Mimikry *Entomologischen Rundschau,* 2, pp 20—24, 3, pp 37—39, 4/5, pp 50—53

83 — 1937 Further Evidence that Birds do attack Butterflies *Proc. Zool Soc London* , A, 3, pp 223—247, 2 Pis

84 — 1937 Mimicrv, as viewed by Professor Shull *Science,* 85, 2206, pp 356—359

85 — 1937 Lizards aь Enemies of Butterflies *Proc Ŗoy Ent Soc London,* 12, pp 157—161, 2 Pis

86 — 1938 Audible Emission of Defensive Froth by Insects With an Appendix on the Anatomical Structures concerned m a Moth by II Eltrmgham *Proc Zool Soc London,* A, **108,** pp 243—2o2, 1 PI

87 — and Ford E B 1933 Mimicry London, pp VIII + 134

88 Carnck Robert 1936 Experiments to test the Efiiciency of Protocti\e Adaptations in Insects *Tians Roy Ent Soc Iondon,* 85, pp 131—139, 3 Pis

89 Carter G S 1928 A Naturalist's Journey in South America *Proc Roy Phil Soc Glasgow,* LVI, pp 82—107, map

89a — 1929 Mimicry *Nature,* **123** p 713.

90 Сале W A 1908 Note on *Kalhma phdarchus Spoha Zeylanica,* V p 142

91 Cesnola A P Dl 1904 Preliminary Note on the Protective Value of Colour in *Mantis rehgwsa Bwmetnka,* 3, pp 58—59, 2 figs

92 Chapman Abel 1921 Savage Sudan its Wild Tribes Big Game and Bird Life London, XX + 452

93 Chapman R N 1931 Animal Ecology with special reference to Insects New York, pp X + 464, 16 figs

94 Cheesman R E 1926 In Unknown Arabia London, pp XX + 447, 32 Plч , 3 maps

95 Chopard Lucien 1938. La Biologie des Orthopteres *Encyclopedic Entomologique,* A, XX, pp 1—541, 4 Pis , 453 figs

96 Clarke Austin H 1937. Secondary Binocular Vision in Birds *Science,* N Y , LXXXVI, pp 223—224

97 Clarke G L 1936 Light Penetration in the Western North Atlantic and its Application to Biological Problems *Rapp Cons Explor Mer Copenk ,* **101/2/3,** pp 3—14 6 figs

98 — 1936 On the Depth at which Fish can see *Ecology, Brooklyn,* 17, pp 452—456

99 Coates C W 1933 Behavior of a Pair of Leaf fish, *Monoarrhus polyacardhus* Heckel *Bull N Y Zool Soc ,* XXXVI, pp bS—71, 3 fig»

100 Cockayne E A 1911 Notes on Insect Enemies m the Tropюь and their Influence on Mimicry *Trans Ent Soc London* pp 16b—172

101 Cockerell T DA 193b Evolution *Science,* 84 pp 203—206

102 Cole Leon J 1907 An Experimental Study of the Image forming Powers of "Various Types of Ejes *Proc Amer Acad Art* Sci Boston,* XLII, pp 333—417

103 Cole L W 1907 Concerning the Intelligence of Raccoons *Jouin Comp Neur Psych ,* 17, pp 211—261

104 Collenette C L 193o Notes concerning Attacks вy British Birds on Butterflies *Proc Zool Soc London,* pp 201—217, 1 PI

105 Collmge W E 1913 The Food of some British Wild Birds a Study in Economic Ornithology London, pp VIII + 109

106 Cornes J J S 1937 Attitude and Concealing Coloration *Nature* **140,** p 684 1 fig

107 Cott Hugh B 1926 Observations on the Life-Habits of some Batrachians and Reptiles from the Lower Amazon, and a Note on some Mammals from Marajo Island *Proc Zool Soc London,* pp IJ.59—1178, 6 Pis , text fig , and map

108 — 1929 Observations on the Natural History of the Land Crab *Sesaima meinerti,* from Beira with special reference to the Theory of Warning Colours *Ibid* pp 679—692, 1 PI , 4 figs

109 — 1929 Observations on the Natural History of the Racing Crab *Ocypoda ce/atophthalma,* from Beira *Ibid,* pp 75й—760, 1 PI , 1 fig

110 — 1932 Protective Adaptations of Animals Л *atw,* **130** pp 962—963

111 — 1932 On the Ecologj of Tree-Frogs in the Lower /ambesi Valley, with special reference to Predator} Habits considered in relation to the Theory of Warning Colo'irs and Mimicrv *Proc Zool Soc London* pp 471—541 2 Pis , 7 figs

112 — 1934 On the Ecolog} of *Hyla arborea* var *mendionahs* in Gran Canana, with speual reference to Predatory Habits considered in relation to the Protective Adaptation of Insects *Ibid ,* pp 311—'331

113 — 1935 Warning Colours and Mimicrj a Reply to Dr McAtee *Proc Royal Ent Soc Iondon,* pp 109—119, 4 Pis

114 — 1935 The Nature and Function of Disruptive Coloration in Animals *Rept But Assn Ado Sci* pp 384—485

115 — 1936 Concealing Go'oration m Nature *Geog Mag* Iondon, III 2, pp 73—88, lo iigs.

116 — 1936 Ihe Effectiveness of Protectse Adaptations m the Hive-bee, illustrated by I xperiments on the Feeding Reactions, Habit Formation, and Memory of the Common Toad *(Bufo bufo bufo) Proc Zool Soc London,* pp 111—133 6 figs

117 — 1938 Adaptive Appearance and Interspecific Relationsmps *Rept Bntt Absn Adv Sci* pp ч40—441

118 — 1938 Camouflage in Nature and in War *Royal Engineers Journal,* December pp 501—517, 15 figs

119 Coues Elhot 137 i Birds of the Northwest a Handbook of the Ornithologv of the Region drained by the Missoun Rner and its Tributaries. Washington, pp XI + 791

120 Cowdry L V 1911 The Colour Changes of *Octopus vulgans, Lmk Univ Toronto Stud , Bwl Ser* 10, pp 1—53, *Л* Pis

121 Crossland Cyril 1911 Warning Coloration m a Nudibianch Mollusc and in a Chamaeleon *Proc Zool Soc London,* pp 1062—10b7

122 Crozior W J 1916 On the Immunity Co'oration of some Midibranchs *Proc Acad Sci Washington,* II, pp 672—Ь75

123 Cuenot L 1898 Les niojens de defense chez les animaux *Bu'l Soc Zool trance,* XXIII, pp *37—58

124 •— 1421 La Geneve des Especes ammales Pans, MI + 558

125 — 192т I 'Adaptation Paris, pp IX + 420 S2 figs

126 — '927 Recherche^ sur la valeur protectnce rie l'Homochromie chez quelquea \nimaux aquatiques *Ann deSci nat Zool ,* X, pp 123—Io0

127 Cunningham D D 1903 Some Indian Friends and icquaintance^ London, pp 284—285

128 Cunningham J T 1891 An Experiment concerning the Ab&ence of Colour from the lower Sides of Flat fishes *Zool Anz ,* XIV, pp 27—32

129 — 1847 Additional E\idence on the Influence of Light in producing Pigments on the Lower Sides of Flat fishes *Journ Mar Biol Assoc. V K ,* IV (n s), pp S3—59, 3 figs

130 Dahl F 1903 Uber lauschende Aehnhchkeit zvvischen einer deutschen Spnngspinne *(Ballus depressus),* und emem am gleichen Orte vorkommenden Russelkafer *(Strophosomus capitatus) SB Ges Nalurf Berlin,* pp 273—278

131 — 1905 Anpassungsfarben bei Krabbenspmnen *hatww Wochenschr ,* IV (n ч), pp 597—599

132 — 1907 \,ersuche uber den Farbensinn bei einer Meerkatze *Zool Jah'b , Jena, 4bt f Syst ,* 25 pp 329—338

133 Dakm W J 1921 Some Visual Organs and the r Bearing upon Evolutionary Biology (An Inaugural Lecture) Liverpool Lmversity Press, pp 3—20

134 Darlington P J 1°38 Experiments on Mimicry m Cuba with Suggestions for Future Studv *Trans Roy Ent Soc London,* 87, pp b81—695, *i* PI

135 Darwin Charles 18°0 Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries visited during tie "Voyage of H M S (Beagle round tie Wcrld London, pp 6!o

136 — 18°O The Decent of Man London, pp XIV + 693 78 figs

Io7 Davenport C 1£08 Elimination of <P11 cckuied Bird* *Aature,* 78 p 101

138 Dean Ba«hford 1£08 Accicental Resemblances among Animals A Chapter in Ln-natural History *Pop Sci Monthly,* LXXII pp 304—312, 10 figs

139 De Voss J C and Ganson Ro^e 1915 Color Blindness m Cats *Jouin Anim Behav ,* 6, pp 115—139

140 Dewar D and Finn F 1E09 The Making of a Species London, pp XIX + 400

141 Dice Lee R 1130 Mammal Distribution in the Alamogordo Region, New Mexico *Occ Pap , Mus Zool Univ Michigan,* 213, pp 1—32, 3 Pis

141a — and Blossom Philip M 1937 Studies of Mammalian Ecology in south-western North America with special Attention to the Colors of Desert Mammals *Carnegie Inst Wash Pub ,* «№ 485, pp IV + 129, 8 Pis , 8 figs

142 Discussion 1932 (1933) Protective Adaptations of Animals — especial lv Injects *Proc Ent Soc Iondon,* Vll, pp 79—105 also, 1934 Replies to Dr W L McAtee" Rejoinder in *Proc Roy Ent Soc London,* VIII, pp 113—126, to Papers on Protective Adaptations published Ьл the Society *(loc at ,* VII, pp 79—105)

143 Ditmar R L 1907 The Reptile Book London, XXXII + 472, 136 figs.

144 Ditmars R L 19i2 The Feeding Habit= of Serpent-, *7oologica* New York I pp 197-238
145 — 1931 Snakes of the Woild New York, pp \I -,- iO7, 8i Pis
146 — 1933 Reptiles of the World London, pp XX + 321, 89 Pis
1<*7 Dixe\ F A 189b On the Relation of Mimetic Patterns to the Original Form *Trans Ent Soc London* pp bo—69 3 Pis
148 — 1902 Notes onsome Cases of Seasonal Dimorphism in Butterflies, with an Account of Experiments b\ Mr Guj A K Marshall F *L* S *Proc Ent Soc London,* pp XV—XMII
149 — 1919 The Geographical Factor in Mimiery Presidential Vdrties^ Sect D *Rept But 4isn Idv Sci* pp 199—207, 1 PI
150 — and Longstaff G B 1907 Entomological Obser\ations and Cap tures during the Visit of the British Association to South Africa in i9O5 *Trans Ent Soc London* pp зO9—381 1 PI
151 Dixon G Y and A F 1891 Repoit on the Marine In\ertelvtate Fauna near Dublin *Pioc Roij lush 4cad ,* Ser 3, II, pp 19—JO
152 Dofem F 1408 Leber Scmitzanpassung durch \ehnhchkeit *Biol Centialbl,* XX\Ц1, pp 243—2o4
153 Donaldson Thomas 1887 The George Cathn Indian Gallerv in the I s National Museum Washington, pp MI + 939
li»4 Doncaster L 1906 Collective Inquny as to progiessne Melanism m Lepidoptera *Ent Rec London,* 18, pp 165—254
155 Drake C J 19'4 The Food of *Rana pipiens* Schreber *Ohio \at,* XlЛ (6) pp 257-269
156 Druce Hamilton H 1902 On some new and little-known Butteiflies of the Family Lycaenidae from the African, Australian and Oriental Regions *Proc Zool Soc London,* pp 112—121
157 Dunn Emmett R 1935 The Smvnal Value of Specific Characters *Copeia,* pp 85—98
158 Eigenmann C II and Allen W R 1921 A I eaf-mimickmg Fish *Biol Bull Wood's Hole Masb ,* 41 pp 301—305
159 F imer T 1881 Ueber пене und uber schon bekannte auf Fel«en lsolirt lebende Vanetaten Besondere Beweise fur hocrste Farbenanpas^ung der Mauereidech^en *Arch Natuiьesch ,* pp 239—517, 3 Pis
160 Elton Charles 1927 Animal Ecologj London pp XXI + 207, 8 Pis , 13 figs
161 Eltrmgham H 1909 An Account of some Experiments on the Edibihtj of certain Lepidopterous Lar\ae *Trans Ent Soc London,* pp 471—478
162 — 1910 African Mimetic Butterflies Oxford, pp 136, 10 Pl« , 1 map
163 — 1916 On Specific and Mimetic Relationships in the Genus *Heliconius* I *Tians Ent Soc London,* pp 101—148, 7 Pis
164 — 1919 Butterfly Vision *Ibid,* pp 1—49, 5 Pis
165 — 1933 The Senses of Insects I ondon, pp X + 120, 25 figs
166 Entz G 1907 Die Farben der Tiere und die Mimikne *Math Nat Ber. Ungarn,* 24 pp 171—201
167 Evans A H 1909 Birds *Cambridge Natural History* IX, pp XVI + + 635, 144 figs
168 Exner S 1891 Die Phvsiologie der facetberten Augen \on Krebsen und lnsekten Leipzig, VIII + 206 7 Pis , 23 figs
169 Farren William 1908 'Ihe Crouching Habit of the Stone Curlew *But Birds,* [, pp 301—308
170 Faure J C 1932 The Phase* of I ocusts in South Africa *Bull Ent Res London* 23 pp 293—405 *2o* Pis , 1 map
171 Finn Frank Contributions to the Theory of Warning Colours and Mimicry
№ I Experiments with a Babbler *(Ciateiopus canorus)* 1895 *Joum Asiat Soc Bengal* IXIV pp 344—356

Л* II E\penments with a Lizard *(Calotes icrucolor)* 1896 *Ibid ,* LXV, pp 42-48
Лѷ III Experiments with a Tupaia and a Frog 1897 *Ibid ,* LX\I, pp 528—o33
172 Finn Frank 1902 Notes on the Painted Smpe *(Ro^tratula capens's)* ana Pheasant tailed Jacana *(Hydrophasianus chuurgus) Proc Zool Soc London* pp 261—264
172a Fisher R A 1427 On some Objections to Mimicn Theorj Statistical and Genetic *I inns Ent Soc London,* LXX\, pp 269—278
173 — 1930 The Genetical Theorj of Natural Selection Oxford, pp XI\ + 272, 2 PU, 11 figs
174 Hdttely F W and Walton C L 1922 The Biolog\ ot the Seashoie I ondon, "WI + 336, 16 Pis , 23 figs
175 Fletchei B M 1909 Cases of Mimicn from Cevlon *P oc Ent Soc London,* pp XX\ I- XXVIII
17b Fletcher T Bambngge 1936 Stridulation in Injects *Pioc Roy Ent. Soc London,* 11, p 68
177 Flower S S 1933 Notes on the recent Reptiles and Amphibians of Eg^pt, with a list of the Species recorded from that Kingdom *Proc Zool Soc London,* pp 735—8т1, 1 fig and map
178 Folsom J W 1923 Entomolog\ with special reference to its Ecological Aspects, London, pp MI + o02 5 Pis , 308 figs
179 Forbes Непгл O 1883 On the Habits of *Thomisus deapiens,* a Spider from Sumatra *Proc Zool Soc London,* pp 586—588, 1 PI.
180 — 188o A Naturalist s Wanderings in the Eastern Archipelago, T ondon, pp XIX + 536
181 Forbes S 1 1878 The Food of Illinois Fisheb *Bull III St Lab Vat. Hm* 2, pp 71—86
181a Ford E B 1937 Problems of Heredity in the lepidoptera *Biol Rei ,* Cambridge, XII, pp- 461—503
181b — 1938 The Genetic Ba«is of Adaptation In *Evolution,* edited by G R de Beer, Oxford, pp 43—55
182 Forel A 1908 The Senses of Insects (lian^ Year«lej) London, pp XI\ + 324, 2 Pis
183 — 1928 The Social World of the Ants (Irans Ogden) London, \ol II, *Ch* V pp 287—292
184 Fowler W W 1918 A combined Instance of Protective Resemblance and Mimicry in a Locust Larva *Ent Month Mag* LIV, (III—IV), p 92
185 Franz Victor 1910 Die japanischen Knochenfische der Sammlungen Hчьerer und Doflem *MunchenAbh Ak Wiss Math-phys Kl ,* Supp 1, Bd 4, pp 135, 11 Pis
186 Fnsch K von 1912 bird die Fische farbenbhnd? *Zool Juhr-Ъ Jena \bt f allg Zool,* 33, pp 107—126
187 - 1913 Weitere Untersuchungen uber den Farbensmn der Fische *Ibid,* 34, pp 43—68
188 — 1915 Der Farbensmn und Formensmn der Bienen *Zool Jahrb. 4bt Zool Physwl ,* XXXV, pp 1—182, 5 Pis , 13 figs
189 — 1923 Das Problem des tierischen Farbensmnes *Naturwissenschaf-Un,* Berlin, *11* pp 470—476
190 — 1925 Farbensmn der Fisch" und Duplmtatstheorie *Zeits f vergl Physwl* 2 pp 393—4o2 2 Pis 31 figs
191 Gabntschevskj F 1927 Experiments on Color Changes and Regeneration in the Crab spider *Misumena vatia Joum Exp Zool ,* 47, pp 251—267
192 Gadow H 1902 Colour in Amphibia *P R Inst Brit,* XVI, pp. 587—594

193. Gadow H. 1903. Evolution of the Colour-pattern and orthogenetic Variation in certain Mexican Species of lizards, with Adaptation to their Surroundings *Proc. Roy. Soc. London,* 72, pp. 109—125, 3 Pis., 7 figs.
194. — 1911 Isotely and Coral Snakes. *Zool Jahrb. Jena Alt. f. Syst,* 81, pp. 1-24, 1 PL, 18 figs.
195. — 1923 Amphibia and Reptiles. *Cambridge Natural History,* VII. pp. XIV + 688, 181 figs.
196. Gahan C. J. 1912. Exhibition of *Phromnia superba* Melich... taken by Dr. A. C. Parsons in Northern Nigeria. *Pioc. Ent. Soc. London,* pp. LXXXVIII — XC.
197. — 1913. Mimicry in Coleoptera. *Proc. S. London Ent. Nat. Hist Soc,* 1912—1914. pp. 28—38, 3 Pis.
198. Gamble F. W. 1910. The Relation between Light and Pigment-Formation in *Cienilabrus* and *Hippolyte, Quait. Journ. Micr. Sci,* 55, pp. 511—584, 1 PI.
199. — and Keeble F. W. 1900. *Hippolyte varians:* a Study in Colour-Change. *Ibid,* 43, pp. 589—6,8, 5 Pis.
200. Garman H. 1901. The Food of the Toad. *Kentucky Agiic. Erp Sta., Bull.,* 91, p. 66.
201. Garstang Walter. 1889—1890. Report OQ the Nudibranehiate Mollusca of Plymouth Sound. *Journ. Mar. Bwl. Assoc,* I (N. S.), pp. 173—168.
202. — 1889—1890. A Complete IJst of the Opisthobranclnate Mollusca found at Plymouth; with further Observations on their Morphology, Colours, and Natural History. *Ibid* , pp. 399—457, 2 Pis.
203. — 1890. Foreign Substances attached to Crabs. *Nature,* 41, pp. 417, 490, 538.
204. Gerould John H. 1916. Mimicry in Butterflies *Amer. Nat.,* 50, pp. 184—192.
205. — 1921 Blue-green Caterpillars; the Origin and Ecology of a Mutation in Hemolymph Color m *Cohas [Eurymus) philodice. Jown. Exp. Zool.,* 34, pp. 385—416, 1 PL, 1 fig.
206. Gbrd Alfred. 1888. Le Laborato're de Wimerenx en 18*8: Recherches Fauniques *Bull. Sci. de la France et de la Belgique,* Ser. I1l, IX—XII, pp 499—503.
207. Giersberg H. 1928. Ueber den Morphologischen und Physiologischen Farhwechsel der Stabheuschreske *Dixippus. Zeits. }. vergl Physiol ,* 7, pp. 657—695, 10 figs.
208. Goddard T. Russell. 1935. A Census of Short-eared Owls *{Asio f. flammews)* at Newcastleton, Roxburghshire, 1934. *Journ. Anim. Ecol ,* pp. 113—118.
209. Goeldi Emil A. 1896. On the Nesting of *Nyctibius jamaieensis* and *Scleгигич umbmta. Ibis,* Ser. 7, VII, pp 299—309, 4 figs.
210. Goldman Fdward A. 1910. Revision of the Wood Rats of the Genus *Neotoma. U.S. Dfpt. Agric, Bur. Bwl. Suiv., N. Amer Fauna,* 81, p. 124, 8 Pis., 14 figs.
211. Gos=e P. H. 1859. On the Transfer of *Adamiia palliuta* from Shell to Shell (and) Additional Notes on the above. *Zoologist,* pp. 6580—6584.
212. Gould L. J. 1892. Experiments in 1840 and 1891 on the Colour-relation between certain Lepidopterous Larvae and their Surroundings, together with some other Obser\ations on lepidopterous Laivae. *Trans. Ent. Soc London,* pp. 215—246. 1 PI.
213. Gr?bam R. R. 1934. The Silent Flight of Owls. *Journ. Roy. Aero. Soc.* 38 pp. 837—8i3, 6 figs.
214. Green E. E. 1904. Notes on some Ceylon Butterflies. *Spolia Zeylanica,* II, p. 76.
215. — 1908. Mimicry in Insect Life, as exemplified by Ceylon Insects. *Ibid.,* V, pp. 87—94, 5 Pis.

216. Green E. E. 1912. Or. a Remarkable Mimetic Spider. *Ibid.,* VIII, pp. 92—93, I PL
217. Gregory J. W. 18SB. The Great Rift Vallev. London, pp. XXI + 422, 20 Pis , 23 figs., 2 maps.
118. GudgerE. W. 1928. Association between Sessile Colonial Hjdroids and Fishes. *Ann. Mag. Nat Hu.,* Ser. 10, Vol. 1, pp. 17—48, 2"PL?., 8 fi^s.
219. Gurney Robert. 1936. Notes on some Decapod Crustacea of Bermuda and their Larvae. *Proc Zool. Soc. London,* pp. 25—32, 5 Pis.
220. Haase E. 1893. iJntersuchuneen iiher die Mimicrie auf Grundlage eines naturliche Sjstems der Papiliomc'en. *Bibl. Zool.,* 8, pp. 99—161.
221. Haber V. R. 1926. TLe Food of the Carolina Tree Frog, *Hyla cinerea* Schneider *Journ. Comp. Psych.,* VI, pp. 189—220.
222. Hadley C E. 1929 Color Changes in ко Cuban Lizards. *Bull. Mus. Comp Zool. Harvard,* LXIX, pp. 107—J13.
223. Hadv,en S. 1929. Fly Attack and Animal Coloration. *Trans. 4 th Int. Congr. Ent. Ithaca"{1928),* 2, pp. 199—202. 2 figs.
224. Hageu H. A. 1882. On the Color and Pattern of Insects. *Proc. Amer. Acad. Arts Sc,* XVII, pp. 234—267.
225. Llahn Erna. 1916. Ueber den Farbensmn der Tagvogel und die Zapfenolkugeln. *Zeitschr. uiss. Zool.,* CXVI, pp. 1—12, 7 figs.
226. Hamilton W. F. and Coleman T. B. 1933. Trichromatic Vision in the Pigeon as illustrated by the Spectral Hue Discrimination Cune. *Journ. Comp. Psych.,* XV, pp. 183—191, 3 figs.
227. Hamm A. H. 1906. A Permanent Record of British Moths in their Natural Attitudes of Rest. *Trans. Ent. Soc. London,* pp. 483—485, 1 PL
228. Hargitt C. W. 1912. Behavior and Color Changes of Tree Frogs. *Journ. Anim. Behav.,* Boston (2), pp. 51—78.
229. Llarper Francis. 1932 A Voice from the Pines. *Journ. Aner. Mus. Nat. Hist.,* XXXII, 3, pp. 280—288, 11 figs.
230. Harrison J. W. Heslcp. 1920. Genetical Studies in the Moths of the Geometrid Genus *Oporalna (Oporinia)* with a special Consideration of Melanism in the Lepidoptera. *Journ. Genetics,* IX, 3, pp. 195—280, 13 figs.
231. Harvey E. Newton. 1919. The Nature of Animal Light. *Mon. Exp. ВЫ. Philadelphia,* pp. X + 182.
232. Haviland Maud D. 1926. Forest, Steppe and Tundra. Cambridge, pp. XII + 218, 8 Pis.
233. Heikertinger Franz 1919. Die metoke Myrmekoidie. *ВЫ. Zentralbl. Leipzig,* XXXIX, pp. 65—102.
234. — 1929 Ueber das Mimikrieproblem und seine Schwesterprobleme. *Trans. 4th Int. Congr. Ent. Ithaca* (1928), 2, pp. 821—831.
235. — 1933. Kritisches zum Mimikrieproblem: uber Schmet terlingsmimikrie.. *5e Congr. int. Ent. Pans,* 2, pp. 119—130, 3 Pis.
236 Henke K 1931 Der Gesichtssinn der Wolfsspinnen. *Nalurwissenschaften,* 19, pp. 828—829.
237. Henning H. 1920. Optische Versuche an Vogeln und Schildkroten tiber die Bedentung der roten Oelkugeln im Auge. *Arch. ges. Physiol. Berlin,* 178, pp. 91—123.
238. Herdman W. A. 1889. On the Structure and Function of the Dorsal Papillae in Nudibranchiata. *Rept. Brit. Assn. Adv. Sci.,* pp 630—633.
239 — 1889 On the Electric Light as a means of attracting Marine Animals. *Ibid.,* pp. 633—635.
240. Herre A. W. C. T. 1936. Some Habits of *Amphiprion* in relation to Sea Anemones. *Copeia,* pp. 167—168.
241 Herter K 1929. Weitere Dressurversuche an Fischen. *Zeits. f. vergl. Physiol.,* Ц, pp. 730—748, 16 figs.
242. Hertz Mathilde 1928. Wahrnehmungspsychologische Untersuchungen am Eichelhaher. II. *Ibid.,* 7, pp. 617—656, 38 figs.

243 Hertz Mathilde 1931 Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene III *Ibid* , 14, pp b29—674, 27 figs
244 — 1934 Zur Plrvsiologie das Formen- und Be^eganssehens III Figurale Lnterscheidung und reziproke Dressuren bei der Biene *Ibid* , 21, pp 604—615, 2 figs
245 — 1937 Versuche liber das Farbens\stem der Bienen *Natumibbenschaften,* Berlin, pp 492—493
246 — 1937 Beitraff *гима* Firbensmn und Formensmn der Bienen *Zeus f vergl Physiol* , 24, pp 413—421, 1 fig
247 — 1939 New Experiments on Colour Vision m Bees *Jouin Exp Biol* , pp 1—8, 2 figs
248 Hertz Mathilde and Imms 4. D 1937 On the Response» of the Aincan Migratory I ocust to difierent Type-, of Background *Proc Roy Soc London,* B CXXII **828** pp 281—297, 3 figs
249 Hess C von 1911 Expenmentelle Untersuchungen *7ur* л ergleiehenden Physiologie de» Gesicht$_в$sinnes Untersuchung des Farbensmnes der Vogel nach dem Prinzip der Seebeck Holmgren schcn Probe *Aiih ges Physiol Bonn* , **142** pp 405—446
250 — 1912 Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen \on Far bensinn bei Fischen *Zool Jahrb ,JenaAbt f allg Zoo I* , 31, pp 629—6 ±6
251 — 1912 Vergleiehende Physiologie des Gesichtssmnes Jena, Fi scher, pp VI + 299, 3 Pis
252 — 1917 Der Farben^'nn der \ogel und die I ehre von den Scnmuckfarben *Arch f d ges Physiol* , **1G6** pp 381—426, ° figs
253 — 1922 Farbenlehre *Ergebmssed Physiologie,* 20, pp 1—107
254 Hewer H R 1926 Studies in Colour Changes m Fish Parts II—IV *Phil Trans Roy Soc London,* Ser B 215, pp 177—200
255 — 1931 Studies in Colour-changes in Fish Part \ The Colour patterns in certain Flat fish and their Relation to the L n\ironment *Journ Linn Soc , Zool* , XXXVII, pp 493—513
256 HickbOnS J 1891 Animal Life on a Coral Reef *Natw»,* 44 pp 90—91
257 —• 1910 Colour in Animals *Ann Rep and Trans Manchestei Micr Soc* , pp 36—48.
258 Hinde Sidney langford 1902 The Protectne Resemblance to Flowers borne by an African Homopterous Insect *Flata nigrocincta,* Walker *Trans Ent Soc London,* pp 695—698, 2 Pis
259 Hmeline Gertrude M White 1927 Color Vision in the Mud minnow *Journ. Exp Zool* , 47, pp 85—94
260 Kingston R \\ G 1927 Field Observations of Spider Mimics *Proc Zool Soc London,* pp 841—858, 10 figs
261 — 1927 Protective Devices m Spiders' Snares, with a Description of se\en New Speoies of Orb-wea\mg Spiders *Proc Zool Soc London,* pp 259—293 21 figs
262 — 1927 The Liquid squirting Habit of Oriental Grasshoppers *T/ans Ent Soc London,* LXXV, pp 65—68 1 PI
263 — 1929 A Study in Insect Protection *Journ Bombay Nat Hist Soc* , XXXIII, pp 341—346, 2 Pis
26 (— 1931 The Grasshopper *(Jsopera pedunculata)* ач a Mimic of the Black Ant *(C compieisiu) Ibid,* XXXIV, pp 1095—1096
265 —• 1932 A Naturalist in the Guiana Forest London, pp X\I ⨍ + 384, 16 Pis , 150 figs
266 — 4933 The Meaning of Animal Colour and Adornment London, pp. 411, 40 figs
267 Hisaw Frederick L 1924 Feeding Habits of Moles *Journ Mamm* , Baltimore, 4, pp. 9—20
268 Hogben Lancelot T 1924 Pigmentary Effector System London, XI + -f 1э2 18 figs

269 Holmes William The Colour Changes and Colour Patterns of *Stpia officmahs* Linn *Proc Zool Soc London* {in the press)
270 Hopkins A F 1927 Experiments of Color \ision in Mice m relation to the Duplicity Theory *Zeits f vergl Pkysiol* , в, pp 299—3'й, 15 figs
271 — 1927 Vision and Retinal Structure in Mice *Pioc Nat icad Sci Washington* 13 pp 488—492
272 Houssav F **141**2 Forme Puissance et Stabilite des Poissons Pans pp 372, 117 figs,
273 Houssa\ B 4 etLngar J 1925 Facteurs qui reglent la coloration *deLep todactyllus ocellatus Compt rend Soc Biol Pans,* YCIII, pp 259—260
27i Hubbard Marion E 1903 Correlated Protectne DeMces in some California Salamanders *Univ Cal Pub Zool* , 1, 4, pp 157—170 1 PI
275 Hudson W H 1893 Idle Dajs m Patagonia London pp Mil J- 256
275a — 1903 The Yaturalist m La Plata London pp IY - 3Q4
276 — 1920 The Birds of La Plata London Л ol II pp 1\ -p 240, 22 illustrations
27fea Huxley Julian S 1927 On the Relation between Fgg weight and Bodjweight m Birds *Jouin Linn Soc , Zool* , XXX\I, pp 457— 6b o Pis
277 — 1932 «Protective) Adaptations of Animals *JSature,* **130** p 203
278 —• 1938 Threat and "Warning Coloration m Birds, with a General Discussion of the Biological Functions of Colour *Pioc 8th Jnt Ormth Congr Oxford* (1934), pp 430—455
278a — 1938 The Present Standing of the Tbeorv of Sexual Selection In *Evolution* edited by G R de Beer Oxfoid, pp 11—42
279 Ibe Doia 1932 7ur <Form\\ahrnehmung» der lagfalter 1 ^pontane Be\or/ugung \on Formmerkmalen durch Vanessen *Zeits j iergl Physiol,* 17, pp 537—556, 8 figb
280 Imms A D 1914 Observations on the Homopterous Inject *Phromma (Flata) marginella* Ohv in the Himalayas *Mem and Proc Manche Her Lit and Phil Soc* , LVIII, 4, pp 1—10, 2 Pis
281 — 19"51 Recent Advances in Entomology London, pp VIII т 374, 84 figs
282 Iчely F B 1938 Experimental Study of the Sur\i\al Value of 4cndian Protective Coloration *Science,* 87, pp 40—41
283 — 1938 Survival Value of Acndian Protective Coloration *Ecology* 19 3, pp 370—389, 3 figs
284 lacobi A 1913 Mirnikrie und \erwandte Erscheinungen Braunschweig pp XI + 21b, 31 figs
285 Jameson H I yster 1898 On a probable Case of Protectne Coloration m the House-Mouse *(Mus musculus,* Linn) *Journ Linn Soc Zool XXV!,* pp 4b5—473, 1 PI
286 Janda \ 1936 Ueber den Farbwech«el transplantierter Hautstucke und kunsthch \erbundener Korperfragmente bei *Dixippus morosus* (Br et Redt) *Zool Anz* , CX\ 'pp 177—185, 3 figs
237 Joblmg B 1936 On the Stndulation of the Females of *Parnassms mnemosyne* L *Proc Roy Ent Soc London,* 11, pp b6—b8, 1 fig
288 Johnson C E 1921 The «Hand stand> Habit of the Spotted Skunk *Joui n Mamm* , Baltimore, 2, pp 87—89
289 Joly N 1871 Contribution a l'Hihtoire naturelle et a 1 Anatomie de la Mouchefeuille des lies Seychelles *Phylhum crunfohum* (Audmet Ser л ille), *Mantis siccifoha* (Linn) *Mem \c So Toulouse, III 1* pp 1—30 4 Pis
290 Jones F Morton 193? Insect Coloration and the Relative Acceptability of Insects to Biras *Trans Ent Soc London,* LYXX, pp 345—385 11 Pis.
291 — 1934 Further Experiments on Coloration and Relative Acceptabil'ty of Insects to Birds *Trans Roy Ent Soc London* LXXXII, pp 443—453, 2 PK

292 Jones F. Morton 1937 Relative Acceptability and Poisonous Food-plants *Proc Ron Ent Soc London* 12, 4—6, pp 74—76
293 Jordan D S 1925 Fishes New York, pp XV + 773, 18 Pis , 673 figs
294 — and Evermann B \\ 1903 The Aquatic Resources of the Hawai lan Islands 1 The Shore Fishes *Bull U S Fish Comm* , XXIII, 1 pp XX\III + 574, 138 Pis , 229 figs
295 Jourdam F G R 1925 A Study on Parasitism m the Сискооч *Proc Zool Soc London,* pp 639—667, 5 Pis
296 — 1936 The so-called «Injurj-feignmg> m Rirds *Ool Rec London,* 16, pp 25—37 62—70
297 Judd S D 1899 The Ffficienc} of some Protective Adaptations in securing Injects from Birds *Amer Nat* , XX\III, pp 461—484
298 — 1900 The Food of Nestling Birds *Yea/book Ь S Dept Agric* , pp 411—436, 5 Pis , 9 figs
299 Kane William F de V 1896 Observations on the Development of Melanism in *Camptogramma bihneata lush Nat* , V, pp *7i*—80
300 Katz Davd 1937 Animals and Men Studies in Comparatne Psjchology London, pp XI + 263, 37 figs
301 — and Katz Rosa 1936 Some Problems concerning the Feeding Behaviour of Monkeys *Proc Zool Soc London,* pp 5^L^P—582
302 Katz and Re\esz G 1909 Experimentelle Psychologische Unter=uehungen mit Huhnern *Zeit PsychoI* 50 p 93
303 Keeble F W and Gamble F W 1899 The Colour Pip» si olosjj of *Hippolyte vanans Proc Roy Soc London,* 65, pp 461—168
304 Keeble F W and Gamble F W 1904 The Colour-Phjsiologj of Higher Crustacea *Phil Tians Roy Soc* , B, CXCVI, pp 295—388
305 Keeler Charles A 1893 Evolution of the Colors of North American Land Birds San Francisco, pp XII + 361 18 Pis
306 Kerr J Graham 1924 An Experiment in Binocular Vision *Trans Ophth Soc* , XLIV, pp 183—185
307 — 1)26 Evolution london, pp X + 278, 2 Pis, 53 figs
308 Kerville H Gadeau De 1907 Sur 1 homochromie protectn e des femelles de *Misumena vatia* Clerck *Bull Soc Ent Fr* , pp 145—146
309 Kmghorn J R 1921 Some large non-venomous Snakes and their Food *Austr Mus Mag Sydney* 1 (2), pp 53—55, 2 figs
310 Kmnaman A J 1902 Mental Life of Two *Macacus rhesus* Monkeys in Captmty *Amer Jouin Psych* , 13, pp 98—148 173—218
311 Kirby F Vaughan 1896 In Haunts of Wild Game london, pp XVI + + 576.
312 Kirkland A H 1897 The Habits Food and Economic Value of the American Toad, *Bufo lentiginosus amencanus* le C *Hatch Exp Sta Mass Ague Coll Bull,* 46 pp 1—30
313 Kluijver I H N 1933 Bijdrage tot de biologie en de ecologie van den Spreeuw *(Sturnus vulgans vulgari?* L) gerarende zi]n voortpldntmgstijd *Versl Medcd Plantenyiekt Wagemngen,* 69, pp 1—145, 3 Pis , 5 figs
314 Knight H H 1924 On the Nature of the Color Patterns m Heteroptera with Data on the Effects produced by lemperature and Humidity *Ann Ent Soi Amer* , 17, pp 258—272 1 PI
315 Knoll Fritz 1921 Insekten und Blumen Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntmsse uber d e Wechsclbeziehungen Zwischen Pflanzen und Tieren I Zeitgemasse Ziele und Methoden fur das Studium der Oekologischen Wechselbeziehungen *Abhandl d. zool -hot Ges in Wien,* XII, pp 1—16
316 — 1921 II *Bombyhus fuhgmosus* uad die Farbe der Blumen *Ibid* , pp 17—119, 6 Pis , 23 figs

317 Knoll Fritz. 1922 III Lichtsinn und Bhimenbesuch des Falters von *Macroglozsuni stellatarum Ibid* , pp 121—377, 3 Pis , 38 figs
318 — 1924—1925 Lichtsinn und Blutenbesucli des Falters \on *Deilephila hvornica Zeits f vergl Phynol* , 2, pp 329—3£0, 8 fig-,
319 Knov\lton G F. and Janes M J 1E32 Studies of the Food Habits of Ltah Li/ards *Ohio Joum Sci,* XXXII, pp 467—470, 1 fig
320 Koller G 1928—1929 "Versuche uber die inkretorihchen Vorgange beim Garneelenfarbwech^el *Zeits / veigl Physiol* , *8,* pp 601—612
321. Kolosvan Gábor 1934 A Studj of Color \ision m the Alou^e *(Mus musculus* L) and the Sou^Iik *(Citellus citellus* L) *Pedagogical Sem and Journ Gen Psych* , *4A* pp 473—477
322 Kropp B 1927 The Control of the Melanophores in the Frog *Journ Exp. Zool* , XLI\, pp 289—318
323 — 1°29 The Melanophore 4ctnator of the Eye *Proc Nat Acad Sci* , XV, pp 693—694
324 Kruger Paul and Kern H 1921 Die phjsikahsche und physiologische Bedeutung des Pigmentes bei Amplubien und Reptilien " *Arch ges Physiol Beilin,* CCII, pp 119—138, 3 iigs
325 Ivuhn Alfred 1927 Leber den Farbensmn der Bienen *Zeits / vergl Physiol* , 5, pp 742—800, 33 figs
326. Lick D 1933 Habitat Selection m Birds with special reference to the Effects of Afforestation on the Breckland A\ifauna *Journ Anim Ecol* , 2, pp 239—262, 2 Pis
?27 Lamborn W A 1921 A Hypsid Moth inspected and neglected by Geckos *Proc Ent Soc London,* p VII
328 — 1935 Further striking Evidence of the Distastefulness which accompanies the Apo^ematic Display of the African Acridian *Zonocerus elegans* Thun *Proc Roy Fnt Soc London,* X, p 4
329 Lang H 1923 Caudal and Pectoral Glands of African Elephant Shrews *Journ Mamm Baltimore,* 4, pp 261—263
330 Latter O.II 1901 The Fgg of *Cuculus canorus Bwmetrika,* I, pp 164—17b.
331 Leng C W and Mutchler A J 1922 The Lycidae, Lampyndae, and Canthandae (Telephoridae) of the West Indies *Bull Amer Mus Nat Hist* , 44, pp 413-499, 65 figs
332 Lilford lord 1887 A few Words on European Bats *Zoologist* (3), XI, pp 61—67
333 Lmaen Мапа л on 1900 Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung un=erer emheimischen Molche *Biol Zentralbl* , XX, pp 144—167, 226—241, 25 figs
334 Lmsdale J M 1928 Variations in the Fox Sparrow *(Passerella ihaca)* •With reference to Natural Histor'\ and Osteology *Univ Gal Pub Zool* , 30, pp 251—392 5 Pis, , 38 figs
335 Liu Chi-Ying and Chen Kan Fan 1932 Analjsis of the Stomach Contents of Wo Species of Frogs *(Rana hmnocharis* and *Rana nigromaculata)* m the Vicinity of Kashmg with special Reference to Injects *Yearbook Bur Ent Hangchow* 2 pp 183—191
336 Longley W H 1914 Report upon Color of Fishes of the Tortugas Reef *Year Book,* 13, Carnegie Inst Washington, pp 207—208
337 — 1915 Coloration of Tropical Reef Fishes *Ibid* , 14 pp 208—209
338 — 1916 Observations upon Tropical Fishes and Inferences from their Adaptne Coloration *Proc Nat Acad Sci* , Washington, 2, pp 733—737
339 — 1916 The Significance of the Colors of Tropical Reef Fishes *Year Book,* 15, Carnegie Inst , Washington, pp 209—212
340 — 1917 Studies upon the Biological Smgnificance of Animal Coloration 1 The Colors and Color Changes of West Indian Reef-Fishes. *Journ Exp Zoology,* pp 533—599, 1 PI

341 Longley W H 1917 Studies upon the Biological Significance of Animal Coloration *Amer Nat*, 51, pp 257—285
342 — 1918 Marine Camouileurs and their Camouflage the present and prospective Significance of Facts, legarding the Coloration of Tropical Fishes *Smithsonian Report,* Washington pp 175—485 5 Pis
343 — 1918 Haunts and Habits of Iropical Fishes *Amei Mus Joum*, XVIII, 2, pp 79—88, 10 figs
344 — 1418 Habits and Coloration of Hawaiian Brachjura and Fishes, with a Note on the Possibility of Submarine Color-photograph} *Yeai Book* 17, Carnegie Inst , Washington, pp 158—163
345 — 1919 Report of Additional Observations and Experiments upon Problems of Animal Coloration *Ibid*, 18, pp 201—202
346 — 1920 The Fishes of Samoa *Ibid* 19, pp 195—196
347 — 1922 The Fishes of lortugas and their Habits *Ibid,* 21, pp 171—173
348 — J925 Observations upon the Powers of Discrimination and Association in the Grey Snapper, and upon the Coloration of the Eyes of Fishes *Ibid*, 24, pp 228—229
349 — 1926 Observations on Tortugas F'shes *Ibid,* 25, pp 241—2^2
350 — 1927 Observations upon the Ecology of 1 ortupvts Fishes, with Notes upon the laxonomy of Species new or little known *Ibid* 26, pp 222—22 5
Sol — 1930 Obser\ations upon Distribution and Behavior of Tortugas Fishes *Ibid*, 29, pp 337—338
352 Longstaff George B 1905 Notes on the Butterflies observed m a Tour through India and Ceylon, 1903—1°(M *7 tans Ent Soc London,* pp Ы—144
353 — 1906 Some Rest Attitude, of Butterflies *I I1 1* jp 97—118
354 — 1912 Butterfly-hunting in mauy lands I on Ion pp \X -r- 729, 16 Pis
355 — and Poulton *h B* 1907 A few Notes on some African Ghamaeleons, etc *Joum Linn Soc*, *Zool*, *XXX,* pp i5—48
356 Loren/ Konrad Z 1935 Der Kumpan in der Umwelt des Vogels *Joum f Omith,* 83, pp 10—213, 289—413 (Translated) The Companion in the Bird's Woild *The Auk,* 54 (1937), pp 245—273
357 Iotmar R 1933 Neue Untersuchungen uber den Farhensmn der Bienen, mit besonderer Berucksichtigung des Ultra-violetts *Zeiu f vergl Physiol*, 19, pp 671—723, 51 figs
358 lovellTohnH 1910 The Color Sense of the Honey Bee can Bees distinguish Colours? *Amer Nat* 44, pp 673—692
359 — 1912 The Color Sense of the Honey Bee the Pollination of Green Flowers *Ibid*, 46, pp 83—107
360 Lovendge Arthur 1920 Notes on East African Lizards collected 1915—1919, with Description of a new Genus and Species of Skink and new Subspecies of Gecko *Pioc Zool Soc London,* pp 131—167, 1 fig.
361 — 1923 Notes on East 4fncan Snakes, collected 1918—1923 *Ibid*, pp 871—897.
362 — 1923 Notes on East African Mammals *Ibid*, pp 685—739
363 — 1923 Notes on East African Lizards collected 1920—1923, with the Description of two new Races of *Aganta honotus* Blgr *Ibid*, pp. 935—969
364 — 1923 Notes on East African Birds (chiefly Nesting-habits and Endo-parasites) collected 1920—1923 *Ibid*, pp 899—921
365 — 1928 Notes on East African Birds (chiefly Nestmg-habits and Stomaph contents) collected in 1926 *Ibid*, pp 71—79.

366 Lenendge Arthur 1933 Reports on the Scientific Resultч of a~iE\pedition to the Southwestern Highlands of Tanganvika Territory Mf Herpetology *Bull Mus Comp Zool Harvard",* LX\I\."7, pp 197—416, 3 Pis
367 Lowe Percy R 1911 A Naturalist on Desert Islands London pp \II т + 300
368 Luckiesh M 1915 Color and it- Applications London, pp XII + 357, 4 Pis, 129 figs
369 Лукьянова В. С. 1936 The Ph\sical Characteristics of the Mimicr\ of Fish *C R Aoad Sci Uasz,* New Ser , 3, pp 57—60, 3 figs
370 Lull R S 1917 Organic Evolution New 'York, pp XvIII + 729
371 Lnndstrom H M and Bard P 1932 H\poph\sial Control of Cutaneous Pigmentation m an Elasmobranch Frsh *Bwl Bull*, *Woods Hole'* 62, pp 1—9, 4 Pis
372 lydekkerR 1893 The Royal Natural History, Mammals, I, PP XVI - 583.
373 "— Cunningham J T ,'Boulenger G A and Thomson J A 1912 Reptiles, Amphibia, Fishes and Lower Chordata London, pp XVI + 510
374. Lynge H 1909 Marine Lamellibranchiata The Danish Expedition to Siam 1899—1900 *Kbenhavn Vid Sehk Skr*, V, pp 100—299, 5 Pis , 1 map
375 McAtee W L. 1908 Food Habits ol the Grosbeaks *U S Dent Argie Bur Bwl Suiv, Bull,* 82, pp 1—92, 1 PI
376 — 1912 The Experimental Method of te°ting the Efnciency of Warning and Crvptic Coloration in protecting Animals from their Enemies. *Proc Ac Nat Sci Philad*, pp 281—361
377 — 1932 Effectiveness m Nature of the so-called Protective Adaptations in the Animal Kingdom, chiefly as illustrated by the Food-habits of Nearctic Bird *Smith Misc Coll*, *Washington,* 85, 7 1—201
378 — 1932 «Protective) Adaptations of Animals *Nature* 130, pp 961—962
379 — 1933 Rejoinder to Papers on Protectne Adaptations recently published bv the Entomological Society of I ondon *Pioc Roy Ent So- London,* VIII, pp 113—126
380 McCook Henry C 1888 Notes on the Relations of Structure and Function to Color Changes in Spiders *Pioc Acad Sci Philad*, pp 172—176.
381 — 1889—1893 American Spiders and their Spinning Work I, pp 373, 354 figs , II, pp 480, 401 figs , III, pp 285, 30 Pis , 98 figs
582 McDermott F Alex 1910 A Note on the Light-emission of some American Lampyndae *Canad Ent*, 42, pp 3o7—363
583 — 1911 Some fuither Observations on the Light-emission of Ymerican Lampyndae the photogenic Function as a Mating Adaptation in the Photinim *Ibid*, 43, pp 399—406
584 — 1912 Observations on the Light emission of American Lampyndae *Ibid*, 44, pp 309—312
585 — 1912 The I ight emission of American lampyndae Notes and Corrections *Ibid*, 44, p 73
586 M'Intosh W C 1901 The Coloration of Marine Animals *Ann. Mag Nat Hist*, VII, pp 221—240
!87 Mackenzie J M D 1930 Means of Defence in Insects *Sourn Bombay Nat Hist Soc*, 33, p 1000
588 McKeown K C 1936 The Food of Australian Birds, with Reference to Protecti\e Adaptations m Insects *Emu,* 36, pp 21—30
589 Macpherson Rev H A 1886 The Habits of the Greater Horse-shoe Bat *Naturalist,* November, pp 337—339
590 Manders Neville 1911 An Investigation into the \ahdity of Mullenan and other Forms of Mimicry, with special reference to'the Islands of Bourbon Mauritius, and Ceylon *Proc Zool Soc London* pp 696—749.

391 Manders \eville 1912 The Study of Mimicry (Bate-,ian and AluUenan) by Temperature Experiments on two Tropical Butterflies *Ttans Ent Soc London,* pp 445—469, 1 PI
392 Marpleo George 1933 Experiments on Colour Sen^e in Birds *Bnt Birds,* XX\I, pp 238—245
393 Marshall G A K 1908 On Diaposematism, with reference to some Limitations of the Mullerian Hvpothesis of Mimicrv *Trans Ent Soc London* pp 93—142
394 — 1S09 Birds as a Factor in the Production of Mimetic Resemblances among Butterflies *Ibid ,* pp 326—383
395 — and Poulton E B 1E02 Five Years' Observations and Experiments (1896—1801) on the Bionomics of South African In=ect chiefly d'iected to the Investigation of Mimicry and Warning Colours *Ibid ,* pp 287—584, 15 Pis
396 Mason Clyde W J926 Structural Colours of Insects *Journ Phys Chem ,* XXX, pp 383—395
397 — and Maxwell Lefroj II 1912 The Food of Birds in India *Mem Dept Agric India, Ent Ser ,* III, pp 1—371
398 Mast S O 1916 Changes in Shape Color and Pattern in Fishes and their bearing on the Problems of Adaption and Behavior, "with special reference to the Flounders, *Parahchthys* and *Anrylopsetta Bull U S Bur Fish ,* 34 pp 173—238
399 Masterman A T 1908 On a possible case of Mimicry m the Common Sole *Journ Linn Soc , Zool ,* XXX, pp 239—244
400 Mathew A P 1935 Transformational Deceptive Resemblance as een m the Lifehistory of a Plant Bug *(Riptortus pedestns\,* and of a Mantis *(Evantissa puhhra) Journ Bombay Nat Hut Soc,* XXXVII, pp 803—813 1 PI
401 Mathews G M 1918—1919 The Birds of Australia London, VII, XII + 499
402 Matthes E 1924 Die Rolle des Gesichts-, Geruchs- und Erschutterungssmnes fur den Nahrungerwerb von Triton *Bwl Centralbl ,* **44,** pp 72—86
403 Малor Alfred G 1896 The Development of the Wing Scales and their Pigment in Butterfl es and Moths *Bull Mus Comp Zool Haivard,* 29, pp 209- 236, 7 Pis
404 — 1897 On the Color and Color-patterns of Moths and Butter flies *Proc* Bost *Soc Nat Hist ,* 27, pp 243—330, 10 Pis
405 Meade Waldo G 1910 Protective AttUur'e of a Mantis from Borneo *Proc* bnt *Soc London,* pp I—LII
406 Meek A 1929 Adaptation *Nature,* **124,** p 509
407 Meldola R 1873 On a certain Class of Cases of Variable Protective Colouring m Insects *Proc Zool Soc London,* pp 153—162
408 Mernam C Hart 1890 Results of a Biological Survey of the San Francisco Mountain Region and Desert of the Little Colorado Arizona *U S Dept Agric Noith American Fauna,* 3 pp 1—86, 1 PI , 2 figs
409 Marnfield F 1892 The Effects of artificial Temperature on the Colouring of several Species of Iepidoptera, with an Account some Experiments on the Effect of Light *Trans Ent Soc London,* pp 33—44
410 — and Poulton E B 1899 The Colour relation between the Pupae of *Papiho machaon, Piens napi* and many other Species, and the Surround'ngs of the Larvae preparing to pupate etc *Ibid* pp 369—433
411 Metzger Wolfgang 1935 Gestaltge^et=e lm Dienste der Tarnung *Natur u VoIP, Frankfurt a M ,* 65 pp 600—618 25 Lgs
412 Mever P F 1930 Untersuchungen uber die Aufnahme pflanzhcher Farbstoffe in den Korper von I epidopteren-I an en *Z veigl Physiol Berlin* **11** pp 173—209, 8 figs

413 Mitchell P Chalmers 1912 The childhood of Animals London pp XIV + + 2C9
414 Morgan C Lloyd 1896 Habit and Instinct London, p 351
415 Morris Randolph C 1921. Porcupine's Method of Attack *Journ Bombay Nat Hist Soc, XXM,* 1918—1921, p 1040
416 Mortensen Th 1°01 Dansk Fiskenfopenings Medlemsblad, pp 134—136.
417 — 1917 Observations on Protective Adaptations and Habits, mainly m Marine Animals *Saertryk a] Vidensk Medd Ira Dansk naturhist Foren ,* 69, pp 57—96
418 Moselej H N 1897 Notes by a Naturalist on the (Challenger* London, pp X\I + 599 3 Pis
419 Moas, A Miles 1911 On the Sphmgidae of Parr *Trans Zool Soc London,* XX, pp 73—118, 10 PI»
420 — 1920 Sphmgidae of Para, Brazil *Novitates Zoologicae,* XXMI, pp 333—424
421 Moss J E 1933 The natural Control of the Cabbage Caterpillars, *Piens* spp *Jouin Anim Ecol ,* 2, pp 210—231, 2 figв
422 Mostler Gerhard 1934—193o Beobaciitung zur Frage der W'espenmimikrie *Zeits Moiph und Oekol ,* 29, pp 381—454
423 Mottram J C 1914 Controlled Natural Selection and Value Marking. London, pp I\ + 130
424 — 1915 Some Observations on Pattern Blending with reference to Obhterative Shadmer and Concealment of Outline *Proc Zool Soc London,* pp 679—692, 5 figs
425 — 1915 The Distribution of Secondary Sexual Characters amongst Birds, with relation to their Liability to the Attack of Enemies *Ibid ,* pp 663—678
426 — 1916 An Experimental Determination of the Factors which cause Patterns to appear Conspicuous in Лаlиге *Ibid ,* pp 383—419, 20 figs.
427. — 1918 Some Observations on the Feeding habits of Fish and Birds, with special reference to Warning Coloration and Mimicry *Journ Linn Soc Zool ,* 34, pp 47—60
4?8 Muhlmann Hemrich 1933—1934 Im Modellversuch kunsthch er/eugte Mmnkrie und ihre Bedeutung fur den «Nachahmer» *Zeits Morph und Oekol ,* 28, pp 259—296, 14 figs
429 Muir Alec and Butler A L 1925 The Nesting of *Nyctibius gnseus* (Gmel) in Trinidad *Ibid,* Ser 12, I, pp b54—659, b Pis
430 Muller Fritz 1879 (Trans, by Meldola) *Ituna* and *Thyndia* a remarkable Case of Mimicry in Butterflies *Proc Ent Soc London,* pp XX—XXIX
431 Murray J and fljort J 1912 The Depths of the Ocean London, pp XX + + 821, 9 Pis 4 maps, 575 figs
432 Myers J G 1929 The Nesting together of Birds, Wasps and Ants *Proc Ent Soc London* 4 pp «0—88
433 _ •)930 Observations on the Insect Food of the Coati *Ibid ,* 5, pp 69—75
434 _ 1Q35 Nesting Associations of Birds with Social Insects *Trans Roy Ent Soc London,* LXXXIII, pp 11—22, 1 PI
435 — and Salt G 1926 The Phenomenon of Mvrmeroidv , with new examples from Cuba *Trans Ent Soc London* pp 427—4^6, 1 PI , 1 fig
436 Needham J G The Summer Food of the Bull-frog *(Rana catesbiana* Shaw) at Saranac Inn *N-w York State Mus Bull ,* 86, pp 9—15
437 Newbigin M I 18^8 Colour in Nature A Study m Biologv London, pp XII + 344
438 Newman H H 1925 Evolution Genetics and Eugenics Chicago, pp XXX + 639 99 figs
439 Newton Alfred 1896 A Dictionary of Birds London, pp XII + 1088

440 Nichobon A J 1927 \ New Theory of Mimicry m Injects *Austi Zool Sydney,* 5, pp 10—104, 14 Pis , 3 fig*
441 — 1932 <Protecti\e> Adaptations of Animals *\ahae,* 130, p t>96
442 Noble G K 1918 The Amphibians collected by the American Museum Expedition to Nicaragua m 1916 *Bull Amer Mus Nat Hist* , XWVIII, pp 311—547 6 Pis
443 — 1921 Snakes that Inflate *Nat H>st New Yoik,* 21, pp 166 -171
444 — 1924 Contribution^ to the Herpetologj of the Belgian Congo based on the Collection of the American Museum Congo Expedition 1909—1915 Part III *Bull Amet Mus Л at Hist,* YLIX, pp 147—347
445 — 1931 Biology of the Amphibia >ел\ York, pp \Ш - 577, 1 PI , 174 figs
446 Norman J R 1931 V Historj of Fishes I ondon pp X'\ — 463, 9 Pis , 417 figs
447 Ogilvie F M 1920 Field Observations on British Birds London, X\ I -t- + 226, 6 Pis , 14 figs , 3 maps
448 Oldham C 1901 Observations on the Noctule *Zoologist, Л* (4), pp 51—59
449 Onslow H 1923 On a Periodic Structure in manj In^c^ect Scales, and the cause of their Iridesient Colours *Phil Trans Roy Soc London,* pp 1—74, 3 Pis
449a Osborn If L 1885 Mimiurj among Marine Mollusca *Science,* VI, pp 9—10
450 O«good W И 1909 Re\iqon of the Mice of the American Genus *P°io-myscus U S Dept Ague , Noith Amei Fauna,* 28, pp 285
451 Packard Alpheus 4 1904 The Origin of the Markings of Organisms (Poecilogenesis) due to the Physical lather than to the Biological Environment, with Criticisms of the Bates-Muller Hypotheses *Proc Amei Phil Soc,* 43, pp 393—450
452 Packard Alpheus S 1905 Change of Color and Protectne Coloration in a Flower Spider *(Muumena vatia* Thorell) *Joum N Y Ent Soc ,* XIII, pp 85—96
453 Palmer William 1909 Instinctive Stillness in Buds *The Auk,* 26, pp 23—36
454 Pantel J et Sinety R De 1918 Reactions chromatiques et non chromatiques de quelques Phasmides aux excitations dependant de la lumiere *Bull bwl Fr Belg ,* Lit, pp 177—283, 2 Pis
455 Parker G H 1930 Chromatophores *Bwl Rev ,* Cambrdge, V, pp 59—90.
456 — 1933 'I he Color Changes of Elasmobranch Fishes *Proc Nat Acad Sci Washington,* 19 12, pp 1038—1039
457 — and Porter Helen 1934 Ihe Contiol of the Dermal Melanophoies in Elasmobranch Fishes *Bwl Bull* , LXVI, pp 30—37, 1 fig
458 — and Starratt & A 1904 The effect oi Heat on the Color Changes in the Skin of *Anohs carohnensis Proc Amei 4cad arts and sci ,* 40, pp 457—466
459 Pardons J Herbert 1915 An Introduction to the Study of Colour Vision I ondon, VIII + 308, 1 PI , 75 figs
460 Щнчовский *E* II 1914 Leber den Bau der Giftdrusen bei *Plotosus* und anderen Fischen *7ool Jahib Abt f An at* , 38, pp 427—442, 3 Pis
461 Pearl Raymond 1911 Data on the relative Coa«picuousness of Barred and Selfcolored Fowls *Amer Nat,* XLV, pp 107—117, 4 figs
462 Pearse A S 1911 The Influence of Different Color Environments on the Behavior o' certain Arthropods *Joum Amm Behav ,* 1, pp 79—110.
463 Peckham F G 1889 Protective Resemblances in Spiders *Occ Pap Nat. Hist Wis ,* I pp 61-113, 4 Pis , 12 figs
464 Peckham G W and E G 1892 Ant like Spiders of the Family Atlidae. *Occ Pap Nat Hut Soc Wii ,* II pp 1—84 b Pis.

4t>5 Peckham G W 18^Q^i The Sense of Sight in Spiders, with some Obseivations oa the Color ьепье *Trans Wis Atad Su,* X, pp 231—2Ы
466 Percnal A Blaynej. 1924 A Game Ranger's Note Book London, pp XVII -г *Ш," У1* Pis
467 Perkms R C L 1912 The (oloiir srroups of the Hawaiian Wasps cts *Trans Ent Soc London,* pp 677—701
468 Peter» James L and Lovendge Arthur 1936 Scientific Results of an Expedition to Ram Forest Regions m Pastern Africa IV Bml^s^ *Bull Mus Comp Zool Ha/vard,* LX\I\, / pp 129—205, 2 Pis
469 Phillips W W A 1931 The Fool of the Cejlon Slender Lons *(Long tardigradus)* m Captivitj *Sjoha Zeylanica* XVI pp 205—208 1 PI
470 Pickens A L 1930 Fa\orite Colors, of Humming Birds *The Auk* \L\II, pp 346—352 1 fig
471 Piepers C 1903 Mimikrie Selektion und Da"wini^c^mus *Tetden* i>p *i52*
472 Pitman C R S 1921 Porcupine's Method of Attack *Joum Bombay Nat Я-sf Soc,* XWI, 1918—1921 pp 1034—1040
473 — 1929 Experiments with Insect food on the \frican I emui *Ptio-dicticia potto,* lesson *Pio< i'nt Soc London* IV pp 90—91
474 Plateau Felix 1892 la Res-emblance protectnee dans le Regne \nimal *Bull de ГAcad R d ?ct de Beljiqiiu,* 3 23 pp 89—135
475 Plath O E 1923 The Bee eating Proclnity of the Skunk *Amu \at,* 57, pp 570—o74
476 Pocock R I 1899 The Genus Poecilothena its Habits, Hi«toij and Species *Arm Mag hat Hist* III (7), pp 82—96
477 — 1406 Exhibition of, and Remarks upon the <rattle) of a Porcupine *Proc Zool Soc London* pp 902—903
478 — 1°08 Warning Coloration in the Musteline Carnnoia *Ibid* pp 944—959
479 — 1909 Mimicry m Spidcrt, *Joum Linn Soc , Zool , XXX,* pp 2з6—270, 1 PI
480 — 1809 Description of a new form of Ratel *(Melhvota)* from Sierra Ieone, with Notes upon the described African Forms ol this Genus *Pioc Zool Soc London,* pp 394—398, 1 PI
481 — 1911 Some probable and possible Instances of Warning Characteristics amongst Insectivorous and Carnivorous Mammals. *Ann Mag Nat Hist ,* 8, pp 750- 757
482 Pocock R I 1911 On the Palatability of «ome British Injects, with Notes on the Significance of Mimetic Resemblance *Proc Zool Soc London,* pp 809—864 Notes upon some of the abo\e descubed Experiments, by Prof E B Poulton, pp 864—868
483 — 1929 Tigers *Joum Bombay Nat Hist Soc* 33 pp 505—541, 13 Pis
484 — and Rothschild N C 1903 On a new <Bird's dung) Spider irom Ceylon *Proc Zool Soc London,* pp 48—51, 1 PI
^85 Porter James P 1904 A Preliminary Study of the Psychology ot the English Sparrow *Amer Joum Psych ,* XV, 3, pp 313—346, 8 figs
486 — 1906 Further Study of the English Sparrow and other Birds *Ibid ,* XVII 2, pp 248—271
487 Potts F A 1914 Researches at Murray Island *Year Book* 13, Cainegie Inst Washington, pp 208—210
488 Poulton E B 1884 Notes upon, or suggested by, the Colours, Markings, and Protective Htitudes of certain I epidopterons larvae and Pupae, and of a Phytophagous H-ymenopterous lar\a *Trans Ent Soc London,* pp 27—60 1 PI
489 — 18S5 The Essential Nature of the Colouring of Phytophagous Iar\ae (and their Pupae) with an Account of some Experiments upon the Relation between the Colour of such I arvae and that of their tooaplants *Pioc Roy Soc London,* 38 pp 269—315

490. Poulton E. B. 1885. Further Notes upon the Markings and Attitudes of Lapidopterous Larvae, together with a complete Account of the Life-history of *Sphinx ligustri* and *Selenia illunarla* (larvae). *Trans. Ent Soc. London,* pp. 281—329, 1 PI.
491. — 1887. An Enquiry into the Cause and Extent of a Special Colour-relation between certain exposed Lepidopterous Pupae and the Surfaces which immediately surround them. *Phil. Trans Roy. Soc London,* **178,** pp. 311—441, 1 PI.
492. — 1887. The Secretion of Pure Aqueous Formic Acid by Lepidopterous Larvae for purposes of Defence. *Nature,* 36, pp. 593—594.
493. — 1887. Further Experiments upon the Protective Value of Colour and Markings in Insects. *Ibid.,* 36, pp. 594—595.
494. — 1887. The Experimental Proof of the Protective Value of Colour nnd Markings in Insects in reference to their Vertebrate Enemies. *Proc. Zool. Soc. London,* pp. 191—274.
495. — 1888. Notes in 1887 upon Lepidopterous Larvae, etc., including a Complete Account of the Life-History of the Larvae of *Sphinx convolvuli* and *Aglia tau. Trans. Ent. Soc. London,* pp. 515—606, 3 Pis.
496. — 1890. The Colours of Animals. *Int. Sci. Ser.,* LXVIII, London, pp. XIII + 360, 1 PL, 66 figs.
497. — 1891. On an Interesting Example of Protective Mimicry discovered by Mr. W. L. Sclater in British Guiana. *Proc. Zool. Soc London,* pp. 462—464, 1 PI.
498. — 1892. Further Experiments upon the Colour-relation between certain Lepidopterous Larvae, Pupae, Cocoons and Imagines and their Surroundings. *Trans Ent. Soc. London,* pp. 293—487, 2 Pis.
499. — 1893. The Experimental Proof that the Colours of certain Lepidopterous I arvae and largely due to modified Plant Pigments derived from Food. *Proc. Roy. Soc. London,* LIV, pp. 417—430, 2 Pis.
500. — 1898. Natural Selection, the Cause of Mimetic Resemblance and Common Warning Colours. *Journ. Linn. Soc., Zool.,* XXVI, pp. 558—612, 5 Pis.
501. — 1898. Protective Mimicry and Common Warning Colours. *Nature,* 57, p. 398.
502. — 1903. Experiments in 1893, 1894, and 1896 upon the Colourrelation between lepidopterous Larvae and their Surroundings, and especially the effect of Lichen-covered Bark upon *Odontopera bidentata, Gastropacha quercifolia,* etc. *Trans. Ent. Soc. London,* pp. 311—374, 3 Pis.
503. — 1904. The Bearing of the Study of Insects upon the Question, «Are Acquired Characters Hereditary?» *Proc. Ent, Soc. London,* pp. CIV—CXXXJI.
503a. — 1904. Exhibition of specimen of *Glenea pulchella* (Thorns.). *Proc. Ent. Soc. London,* pp. VI—VII.
504. — 190b. A Note of"the Cryptic Resemblance of two South American Insects, the Moth *Dracenia rusina* Druce and the Locustid *Plagioptera bicordata* Serv. *Trans. Ent. Soc. London,* pp. 533—539, 1 PL
505. — 1907. Predaceous Insects and their Prey. *Ibid.,* pp. 323—409.
506. — 1908. Essays on Evolution 1889—1807. Oxford, pp. XLVIII + + 479, 7 figs.
507. — 1913. A Locustid and a Reduviid mimic of a Fossorial Aculeate in the S. Paulo district of Brazil. *Proc. Ent. Soc. London,* pp. L— **LIU.**
508. — 1919. Notes on the Locustid Ant-mimic *Myrmecophana* sp.? **fallax.** *Ibid.,* pp. XXXIX —XL.

j09. Poulton E. B. 1922. Experimental Evidence that Commensalism may be beneficial to Crustacea. *Proc. Zool. Soc. London,* pp. 897—898.
510. — 1924. Modes of Protection in the Pupal Stage of Butterflies and Moths. *Trans. S. E. Union Sci. Soc,* pp. 72—77.
511 — 1924. The Ternfying-Appearance of *Lateinaria* (Fulgoridae) founded on the most Prominent Features of the Alligator. *Pюc Ent. Soc. London,* pp. XLIII — XLIX, 1 PI.
512. — 1924 Dr. J. Bequaert's Memoir on the PreJaceous Enemies of Ants. *Ibid.,* pp. LXVIII— LXXI.
513. — 1924. The Detailed Resemblance of an Indian Lepidopterous Larva to the Excrement of a Bird. A similar Result obtained in an entirely different way by a Malayan Spider. *Ibid.,* pp. XC — XCШ.
514. — 1926. Protective Resemblance borne by certain African Insects to the blackened Areas caused by Grass Fires. *Ill Int. Ent. Kongress, Zurich.* (1925), II, pp. 433—451, 1 PI.
5J5 — 1926. The Evolution of the Colours and Patterns of Cuckoos, Eggs and its Relation to that of Insect Resemblances, such as Mimicry. *Proc. Ent. Soc. London,* pp. XCII — CIV.
516. — 1929. British Insectivorous Bats and their Prey. *Proc Zool. Soc. London,* pp. 277—303.
517. — 1929. Ants as Models for Mimicry. *Zool. Anz. Leipzig* (Wasman.ii Festband), pp. 79—86.
518. . — 1931. A Hundred Years of Evolution. Presidential Address, Section D, *Rept. Brit. Assn. Adv. Sci.,* pp. 71—95, 2 Pis.
519. —1931. The Gregarious Sleeping Habits of *Hehcomus charithonia* L. *Proc. Ent. Soc. London,* VI, pp. 4—10, also pp. 68 and 71.
520. — 1931. The Gregarious Sleeping Habits of a Heliconian and an Ithomiine Butterfly in Trinidad, observed by P. Lechmere Guppy. *Ibid.,* VI, pp. 68—69.
521. — 1931. Two specially significant Examples of Insect Mimicry. *Trans. Ent. Soc. London,* 79, 'pp. 395—398, 2 Pis.
522. — 1932. «Protective» Adaptations of Animals. *Nature,* **130,** pp. 202—203.
523. — 1932. Feeding Experiments with Lepidoptera conducted by W. W. A Phillips on a Ceylon Lemur. *Proc. Ent. Soc. London,* VII, pp. 32—35, 49—50.
524. — 1932. Attempts to disprove the Theories of Warning Colours, Mimicry and Protective Resemblance in Insects. *V-e Congres int. Ent.. Paris,* pp. 33—44.
525. — 1934. The President's Address. *Proc. Roy. Ent. Soc. London,* pp. 157—172.
526. — and Sanders Cora B. 1898. An Experimental Enquiry into the Struggle for Existence in certain Common Insects. *Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci.,* pp. 906—909.
527. Praeger WM. V. 1891. Protective Coloration in the Genus *Aegwlitis. The Auk,* VIII, p. 23b.
528. Priebatsch I. 1933. Der Einfluss des Lichtes auf Farbenwechsel und Phototaxis von *Dixippus (Carausius) morosus. Zeits. f. vergl. Physiol.,* XIX, pp. 453—488, 13 figs.
529. Pritchett Annie E. 1903. Some Experiments in feeding Lizards with protecthely coloured Insects. *Biol. Bull.,* V, pp. 271—287.
530. Punnett R. C. 1911. Enemies of Butterflies in Ceylon. *Spolia Zeylanica,* VII, pp. 9—15.
531. — 1915. Mimicry in Butterflies. Cambridge, pp. VIII + 188, 16 Pis.
532 Pycraft W. P. 1925. Camouflage in Nature. London, 2nd rev. ed., pp. XI + + 280.

533 Rabaud E 1923 Recherches sur la variation chromatique et l'homochromie des ^rthropodes terrestres *Bwl Bull Pans,* 57, pp 1-69

534 Rau P 1933 Jungle Bees and Wasps of Barro Colorado bland (Panama) *Kirkwood, Mo Phil Rau ,* pp 324, 1 PI , 112 figs

535 Rayleigh Lord 1930 Iridescent Colouib in Nature from the Standpoint of Physical Optics *Journ Sci Instruments,* VII, 2 pp 34—40

536 — 1930 The Iridescent Colours of Birds and Insects *Proc Roy Soc* , 128, pp 624—641, 2 Pis

537 Regan C fait 1909 Exhibition of sketches of, and remarks upon Colour-changes in some Fishes m New \ork Aquarium *Proc Zool doc London,* pp 130—132

538 Reichard J 1908 An Experimental Field-Study of Warning Coloration in Coral-Reef Fishes *Dept Mar Biol Cam Inst Washington,* Papers from the Tortugas Laboratory, 2, 9, pp 2o7—32o, 5 Pis

539 — 1912 An Experimental Study of Color-discrimination, Association and Memory щ the Grey Snapper *Lutianus gnseus* (Linnaeus) and of Warning Coloration in Coral Reef Fishes *Proc 7 th Int Zoo] Cong Cambs Mass ,* pp 154—155

540 Reves/ G 1924 Experiments on Animal Space Perception *Bm Journ Psych* , XIV, pp 387—414

541 Richardson C H 1914 Some Comments on the Value of Warning Colours and Mimicry in Insects *Psyche,* Boston 21, pp 136—137

542 Ridley II N 1936 The Luminous Secretion of the Centipede *Geophdui electricus* (L) as a Defence agamst the Attack of Beetles etc *Proc Roy Ent Soc London,* 11, p 48

543 Robson G C and Richards O W 1936. The Variation of Animals in Nature London, pp XVI + 425, 2 Pis , 30 figs

544 Roonwal M L 1938 The Frightening Attitude of a Desert Mantid, *Eremiaphila braueri* Kr (Orthoptera, Mantodea) *Proc Roy Ent Soc London,* 13, pp 71—72 1 fig

545 Roosevelt Theodore 1910 African Game Trails an Account of the African Wanderings of an American Hunter-Naturalist London, pp XVII + + 534 Appendix E Protective Coloration, pp 491—512

546 — 1911 Revealing and Concealing Coloration in Birds and Mammals *Bull Amer Mus Nat Hist,* XXX, pp 119—231

547 — 1914 Through the Brazilian Wilderness London pp XIV + + 374, 49 Pis , 2 maps

548 Russell E S 1934 The Behaviour of Animals London, pp VI + 184, 6 Pis , 26 figs

549 — and Bull H O 1932 A selected Bibliography of Fish Behavioui *Journ du Comeil,* Copenhagen VII pp 255—276

550 Sand A 1935 The Comparative Physiology of Colour Response in Reptiles and Fishes *Bwl Rev ,* Cambridge X pp 361—582

551 Sanderson Ivan T 1936 The Amphibians of the Mamfe Division, Ca* meroons—II Ecology of the Frogs *Pioc Zool Soc London* pp 165—208, 1 PI , 7 figs

552 Sargent Oswald H 1918 Fragments of the Flower Biology of Westralian Plants *Ann Bot* , XXXII, pp 215—231

553 Saunders A A 1937 Injury-feigning in a Wood Duck *The Auk,* 54, pp 202—203

554 Saville-Kent W 1893 The Great Barrier Reef of Australia, its Products and Potentialities London, pp XIX + 387 64 Pis

555 — 1897 The Naturalist m Australia London, pp XV + 302

556 Savory Theodore II 1928 The Biology of Spiders London pp XX + 376

557 Schaeffer A A 1911 Habit Formation in Frogs *Joum A mm Behav ,* Boston, I, pp 309—335

558 Schmidt K P 1919 Contributions to the llerpeto'osrj of the Belg an Conso based on the Collection of the \mencan Museum Congo Expedition, 1909—1915 Part I *Bull Amer Mu* Act Hist* , XYXIX› pp 185—624

559 Schneider G 1906 Mitteilungen uber interesyinte Mimiknefille bei sumatranischen Spinnen *Colmai Mitt nathist Ges ,* Mil pp 213—218, 1 PI

560 Шванрич В Н 1938 О стерео^ффеьте покровительс! репного цветного рисјmiaj чешуекрылых Доклады АН СССР XX1,'*,стр 179—182 2рис

5bl Seitz 4 1913 On the Sen^e of Л i-ion in Insects *Tians 2nd Ent Congr Oxford,* 2, pp 198—20i.

562 Selous F C 1908 \frican Nature Notes London, pp X\X + 356

563 Semon R 1896 Im australischen Busoh und an den Kuste des Korallenmeeres I eipzig pp X\ I + 569 85 figs , i тарь

564 Semper Karl 1881 Animal life *Int Sci Ser* , pp \VI + 472, 106 figs

5b5 Sevastopulo D G 19эЬ The Prey of House Lizards *{Hemidaciylus* sp) m Calcutta *Proc Roy Ent Soc London,* 11, pp 91—92

566 Shaw W T 1928 The Spring and Summer ActiMties of the Dusky Skunk in Captivity, with a Chapter on the Inject Food of the Dusky Skunk, by k F Chamberlain *N Y St Mus Albany Handbk* , 4 pp 11—103, 59 figs

5b7 Sheldon R E 1911 The ьеп-е of Smell in Selachians *Joum Exp Zool* . X, pp 51—62

5b8 Shelford R 1901 On the Occurrence of the Mimetic Iocustid *Condylodera tricondyloides* (West) in Borneo *Journ Straits Branch Roy Asiat Soc* XXXV, pp 69—71

569 — 1902 Observations on some Mimetic Insects and Spiders from Borneo and Singapore *Pioc Zool Soc London,* pp 230—281, 5 Plч

570 — 1903 Bionomical ^<otes on some Bornean Mantidae *The Zoologist,* (4), MI, pp 293—304, 2 figs

571 —• 1912 Mimicrj amongst the Blattidae with a Revision of the Genus Prosoplecta Sauss , and the Description of a Ne^ Genus. *Proc^ Zool Soc London,* pp 358—376, 1 PI

^72 — 1917 A Naturalist m Borneo Edited bj E B Poulton London,, pp XXVIII + 331, 32 Pis

573 Shelford V E 1917 Color and Color-pattern Mechanism of Tiger Beetles *III Bwl Monogr* , '>, 4, pp 399—528, 32 Pis

57 i Simes J A 1933 Adaptable protective Resemblance of an Acridian (Orthoptera) of the Genus *Oedipoda* to the Rocks of its Localities *Ptoo Roy Ent Soc London,* VIII pp 138—139

575 Sjostedt Y 1924 Revision der Truxahden Gattung *Cannula* Bol *Aikiv f Zoologi,* Stockholm, 15, 21, 10 pp 2 Pis

576 Sluiter C P 1888 Em merk^urdiger Fall \on Mutuahsmus *Zool Anz* , XI, pp 240—243

577 Smedley N 1928 A Case of Protective Resemblance *Malayan Nat Singapore,* 2, p 48

578 Smith E M 1912 Some Observations concerning Colour "Vision m Dog'? *Brit Journ Psych* , 5 pp 119—202

579 Smith Malcolm A 1935 The Fauna of British India Reptiha and Amphibia Vol II, Sauna London, pp XIII + 440, 1 PI , 94 figs

580 Solandt D Y and Hill A V 1935 Myograms from the Chromatophores of *Sepia Journ Physiol Cambridge* 83, pp 13—14

581 Solomon Solomon J 1920 Strategic Camouilage London, pp XII + + 62, 32 Pis , 7 figs

582 Sonntag C F and Duncan F M 1922 Contributions to the Histology of the Three-toed Sloth *(Bradypus tndactylus) Journ Roy Micr Soc* pp 37—46, 13 fig«

583 SouthRicharl 1923 The Moths of the British Isles \-ol II pp VII- + 388
58 i Sparrow C M 1923 On the Spectral Character sties of Protettive Coloration *Science* 1 MI, pp 488—490
585 Stark A and Schter W I 1900—1906 1he Birds of South tfnea \ol 1, XXX + 322 Vol 11, XI\ +323 83 figs \ol III WH + ili 141 figs Vol IV, XMI + 545, lb5 figs
586 Stefansson \ilhjalmur 1913 My Life with the Fskimo New ^ork, pp X + 527
587 Stemach Ь 1902 Studien uber die Hautfarbung und ubei den Farbt[4]l wech^el der Cephalopoden *Aich f die gps Physiol* 87 pp 1—*7 2 Pis
588 Stejneger Leonhard 188a Results oi Ornithological Explorations in the Commander Islands and in Kamtschatka *Bull D S Ant Mus* 29 pp 1—382, 8 Pis , 7 f gs , 1 map
589 Ste\en G A 1930 Bottom Fauna and the Food of Fishes *Joutn Mat Bwl Assoc* (N S) XVI pp 6~7—700, 4 ligs
590 Stevenson-Hamilton J 1912 Animal Life in "Vfiica I on ion pp XVII -r + 539, 98 illus 6 map«
591 Storer T I 1925 A S}nopsis of the Amphibia of California *Vniv Cat Pub Zool* XXVII, pp 1—342 18 Pis 42 figs
592 Stow Geoige W 1905 The iSative Races of South Africa London pp XVI + 618
59o Sufferfc britz 1932—1933 Phanomene visueller Anpassung 1 bis III Mitteilung Die Msuelle Wirlumg der Raupe und der Puppe von C *us endusa* (lepidoptera Pieridae) bedingt durch Form Farbung, und Lmstellung ?ur Lichtrichung *Zeits f Morph Oek I* 26, pp 147—31b 5 Plb , 65 figs
594 bumner F B 1911 The Adjustment of Flatfishes to -various Backgrounds A Study of Adaptive Color Change *Jouin Fxp Zool Philal* , 10, pp 409—505, 13 Pis
595 — 1917 The Role of Isolation in the Formation of a narrow l\ locali/ed Race of Deer Mice *Amer Nat* pp 173—185
596 — 1921 Desert and Lava-dwelling Mice, and the Problem of Protect ле Coloration in Mammals *Journ Mamm* , Baltimore 2 pp 75—86 1 PI
597 — 1926 An Anahsis of Geographic Variation in Mice of the *Pewmi/icui pohonotus* group from Florida and Alabama *Ibid* , 7, 3 pp 149—184, 3 Pis
598 — 1932 Genetic Distributional and Evolutionary Studies of the Subspecies of Deer Mice *(Peromyscus) Bibhographia Genetica* 9 pp 1—106 24 figs
599 — 1934 Does «Protective Coloration) piotect? — Results of some Experiments with Fishes and Birds *Proc Nat Acad Sci* 20 10 pp 559—564
600 — 193o Evidence for the Protective Value of Changeable Coloration in Fishes *Amer Nat* LXIX, pp 245—266 4 figs
601 — 193D Studies of Protective Color Change III Experiments w th Fishes both as Predators and Prey *Proc Nat Acad Sci* , 21, 6 pp 345—353 4 figs
bO2 — and Swarth II S 1924 The supposed Effects of the Color Tone of the Background upon the Coat Color of Mammals *Journ Mamm* Baltimore 5, 2 pp 81—113 7 Pis
ЬO3 Surface H A 1906 The Serpents of Pennsylvania *Monthly Bull Div Zool, Penn Dept Ague* 4 pp 115—202
604 — 1913 First Report on the Economic Features of the Amphibians of Pennsylvania *Ibid* 3 pp 67—1J2

b0o Swmhoe Robert 1858 A few Remarks on the Fauna of Amo\ *Zool -giit,* XVI pp 6222—6231
bOb — 1862 On the Mammals of the Island of Formosa (China) *Prcc Zool Soc London* pp 347—365, 4 Pis
h07 SwjnnertoiL C Г M 1915 A brief preliminary Statement of a few of the Results of Five "iears special resting of the Theories of Мипнгл Pnc *Ertt Soc London* pp XXXII — "XLU
608 — 1416 On the Coloration of the Mouths and Eggs of Birds II Ou the Coloration of Eggs *Ibis* ^*er* 10, IV, 4, pp 529—bOb, 1 PI
h09 — 1919 Experiments and Observations 1 earing on the Explanation of Foim and Colouring 1[c]08—19П *Journ Linn Sec Zool* XXX1П pp 203—38o
t>tO — 1926 An Investigation into the Defences of Butterfl *e~>* of tie Genus *Chat axes 3rd Int Ertt Congress Zurich* (1925) 2 pp 478 - 50b 1 PI
b11 1luver Abbott H 189b The Law which underl es Protective Coloration *The luk,* XIII 2 pp 124—129
612 — 1S96 Further remarks on the bw winch underlies Protective Coloration *Ibid* pp 318—320
6П — 1903 Protective Coloration m its Relation to Mimicrv Common VSaining Colour« and Se\nal Selection *Trans Ent &oc London* pp 5o3—5b9
614 — 1909 An Arraignment of the Theories of Mimicry and Warning Colours *Pop Sci Man NX* 75 pp 550—570
615 — 1911 Concealing Coloration *The Auk,* ХХЛ-Ш 1, pp 14b—14b
616 - 1911 Concealing Coloration *Pop Sci Man,* 79 pp 20—35
617 — 1911 Concealing Coloration A Demand for Investigation of my Iests ol the Fffacive Power of Patterns *The Auk* XX\III 4 pp 460—,64
618 — 1912 (onceahng Coloration an Answer to Theodore Roosevelt *Bull Xmer Mus Nat Hist,* XXXI, pp 313—321
619 Thayer Gerald H 1909 Concealing Coloration m the Animal Knigdcm An exposition of the laws of Disgui[e]e through Color and Pattern Xevy York pp XJX + 260, lb Pis , 140 figs
Ъ20 Then, Andre et P rf F Le 1907 Note sur *Phyllomorpha alьuica Luc inn de V Assoc des Nat de Ievallois Perret* pp 20—21
621 Thomson D Landsborough 1923- 1925 Note upon an Association between S,nider Crab ind Sea Anemone *Journ Mai Biol AM Plymouth* XIII (N S) pp 243—244
622 Thouless Robert II 1932 Individual Differences in Phenomenal Regression *But Journ Psych* , XXII pp 216—241 4 figs
623 — 1935 Trotective Coloration as a Problem m the Psvchologv of Perception *Rept But Asm Ado Sci* , p 385
624 Tilhard R J 1917 The Biologv of Dragonflies Cambridge pp XII + -+- °96 4 Pis 1«8 figs
b2j — 192b The Insects of Australia and New 7ealand Svdnev 560 pp 44 Pis
62b Tirala Lothai G 1923 Die FormalsReiz Fvpennientel'e Linteisuchung an Tibellen und an Vogeln (Wellensittichen und Kananenvogeln) neb^t einer Betrachtung uher das Verhaltms von Mechamsmus Biologie und Tierpsv/chologie *Zool Jahrb 4bt Allg Zool* 39 pp 395—412
627 Tomlinson H J 1930 A Study m Instinct *Wmdsoi Mag,* August p >Ь2
628 Town^end C II 1909 Observations on Instantaneous Change* in Colour among Tropical Fishes *13th Ann Rept New York R(p Zool Soc* pp 93-120 12 Pis

629 Townsend C H 1929 Records of Changes in Color among Fishes *Zoologica N Y*, IX, 9, pp 321—312, 27 Pis, 15 figs

630 Tnmen Roland 1869 On some remarkable Mimetic Analogies among African Butterflies *Trans Linn Soc Zool*, XX\ I pp 497—522 2 Pis

631 • — 1897 Mimicrv in Insects *Pioc Ent Soc London,* pp LXXIV — XCVII

632 Turner E L 1932 Observations on Injects eaten or rejected by British Birds *Pioc Ent Soc London,* VII, pp 96—97

633 Tylor Alfred 1886 Coloration m Animals and Plants London pp XIV + + 105, 17 figs.

634 Tytler R C 1864 Observations on a few Species of Geckos alne in the Possession of the Authoi *Journ 4siat Soc Bengal,* XXXIII, pp 5i5—548

63t> Urech F 1893 Beitrage /ur Kenntniss der Farbe лon Insektenschuppen *Zeus wiss Zool*, 57, pp 306—384

636 Lrquhart A T 1882 Protecti\e Resemblances among New Zealand Spiders *N Z Joum Sci*, 1 (1882—1883), pp 230—231

637 Uvarov B P 1932 The Value of «Protectne» Adaptations of Animals *Natuie,* 130, pp 66—67

638 — 1932 < Protective» Adaptations of Animals *Ibid,* pp 696—697

639 Vanderplank F L 1934 The Effect of Infra red Waves on Tawny Owls *(Stnx aluco) Pioc Zool Soc London,* pp 505—507

639a Varley G C 1939 Frightening Attitudes and Floral Simulation m Prajing Mantids *Proc Roy Lnt Soc London* 14 pp 91—9b, 1 fig

640 Verne J 1926 Les Pigments dans l'Organisme animal Chimie, morplio logie, physiologie ethologie Paris, pp XV + 608

641 Verrier M L 1933 Recherches sur le Champ мчие! des Vertebres De termination du Champ de Vision de *Scorpoena sciota* L *C R Acad Sci Pans,* 197, 22 pp 1346—1348 1 fig

642 — 19 3b Rocherches sur la Vision des Oiseaux dmrnes *Bull bwl France-Belg* pp 197—232, 18 figs

643 Verwey J 1930 Coral Reef Studies I The Symbiosis between Damselfi «bes and Sea Anemones in Batavia Bay *Tieubia,* Buiten?org, XII, 3—4 pp 305—366, 2 Pis, and map

644 Vignon P 1924 Sur Ie mimétisme homotypique chez quelques Sauterel les phaneropteridei de l'Amenque tropicale *C R Acad Sci Pans,* 178, pp 1852—1854

64o Wall Frank 1921 Oplndia Taprobanica or the Snakes of Cey'on (o lombo, pp XXII + 581 1 PI, 98 iigs

646 Wallace A R 1889 Darwinism London, pp XVI + 494, 37 figs

647 Walls G L 1932 Pupil Shapes m Reptilian Eyes *Bull Antivemn Inst Amer*, 5, pp 68—70

648 Walsh J H Tull 1891 On certain Spiders which mmuc Ants *Journ Asiat Soc, Bengal,* LX (2) pp 1—4

649 Warner L H 1931 The Problem of Color Vision in Fishes *Quart Rev Bwl Baltimore* VI, pp 329—348, 4 figs.

650 Washburn M F and Bentley I M 1906 The Establishment of an Association involving Color-discrimination in the Creek Chub *Semotuus atromaculatus Journ Cimp J\eurol Psych* 16, pp 113—125

851 Watson D M S 1930 Adaptation Presidential Address, Section D, *Rept Brit Assn Adv Sci*, 1929, pp 88—99

652 Watson John B 1909 Some Experiments bearing upon Color-vision in Monkeys *Joum Comp Neurol Psychol*, 19, pp 1—28

6J3 Wattenwyl C Brunner V 1884 Ueber hypertehsche Nachahmungen bei den Orthopteren *Verhandlungen zool -hot Gesellschaft Wien*, XXXIII pp 247—249 1 PI

654 Webster F M 1895 Protectne Mimicn in Spiders *Canad Entom*, XXM, pp 36—37

655 — 1897 Warning Colours, Protective Mimicry and Protective Coloration *27th Ann Rept Ent Soc Ontario* (1896), pp 80—86

65b Weed C M and Dearborn N 1924 Birds in. their Relations to Man Philadelphia, pp VIII + 414

657 Weir J Jenner 1869 On Insects and In=ectivorous Birds, and especially on the Relation between the Colour and the Edibility of Lepidoptera and their Larsae *Trans Ent Soc London,* pp 21—26

658 W eismann August 1882 Studies m the Theorj of Descent (Trans Meldola) London, \ol I, pp XXXVI + 400, 1 PI- Vol II, pp 401—729, 6 Pis

659 Wells H G, Fuxle> Julian and Wells G P 1931. The Science of Life "VI, 4, Colour and* Pattern in Life London, pp 568—577

660 "Werner FraM 1907 Das Ende der Mimikrie-hypothese *Biol Centralbl* Leipzig, 27, pp 174—185

661 Werth E 1915 Kurzer Leberblick uber die gesamtfrage der Oraitho philie *Bot Jakrb*, 53, pp 314—378, 14 figs

662 Wheeler W M 1913 Notes on the Habits of some Central American Stingless Bees *Psyche,* 20, pp 1—9

663 Whitaker Arthur 1906 The De\ebpment of the Senses in Bats *Natu lahst* pp 145—151, 1 PI

664 White C M N 1935 Meadow-Pipits eat'ng the «Magpie Moth», *Abraxas giossulanata* L *Proc Rov Fnt Soc London,* pp 80—81

665 White Gertrude M 1919 Association and Color Discrimination in Mud Minnows and Sticklebacks *Journ Eз-p Zool*, 27, pp ^43—498

666 White Stewart E (undated) The Rediscovered Country London pp \III + 358

667 Wigglesworth V B 1934 Insect Physiology London, pp X + 134, 13 figs

668 Willey A 1905 Leaf-mimicry *Spoha Zeylanica,* II, pp 51—55 1 fig.

669 - 1911 Convergence m Evolution London, pp XVI 4-177, 1 PI, 11 figs

670 Williams C B 1918 The Food of the Mongoose in Trmidad *Bull Dept Agric Trinidad, Port of Spain,* 17, pp 167—186

671 — 1922 Notes on the Food and Habits of some Trmidad Birds *Tn nidad and Tobaeo Bulletin,* XX pp 123—18J

672 Williams C E 1904 Notes on the Life Historj of *Gongylus gongyloides,* a Mantis of the Tribe Empusides and a Floral Simulator *Trans Ent Soc London,* pp 125—137

673 Wissenburgh J Г et Tibout P H C 1921—1922 Choix base sur Taper ception complexe chez les Cobayes *Arch neerl de Physiol*, VI, pp 149—162, 1 fig

674 Witherby H F 1920—1924 A Practical Handbook of British Birds Iondon, Vols I, II and III

675 Wood C A 1925 Colour Sense of the Satin Bower Bird *Amer Journ Ophth*, 8, pp 120—122

676 Wood F G 1870 The Natural History of Man London, II, pp VII — + 864

677 Woollard H H 1927 The Differentiation of the Retina m the Primates *Pioc Zool Soc London,* pp 1—17, 4 Pis

678 Wright A H 1914 North American Anura Life-histories of the Anura of Ithaca, New York *Carnegie Inst Wash Pub*, 197, pp \II + 98, 21 Pis

679 Yerkes R M 1915 Color Vision in the Ring Dove *Proc Nat Acad Sci*, *Washington,* 1 pp 117—119

680 Yerkes R. M. and Eisenberg Л, M. 1915. Preliminaries to a Study of Colour Vision in the Ring-Dove *Turtur risonus*. *Journ. Animal Bfhav,,* \ pp. 25—43, 1 fig.

681. Young R· T· 1916. Some Experiments on Protective[4] Coloration *Journ Exp. Zool.,* 20, pp. 457—507, 3 Pis., 8 figs.

682 Zerrahn G. Z. 1933. Formdressur und Formunterscheidung bei der HG-nigbiene. *Zeits. f. oergl. Physiol.,* 20, pp. 117—150, 20 figs.

683 Zolotarevsky B. N. 1930. Sur le Comportement du *Phymgteus рипкеич* Bol. *Bull. Soc. Ent. Fr.,* pp. 283—286.

684. Zoond A. and Eyre J. 1934. Studies in Reptilian Colour Response 1 The Bionomics and Physiology of the Pigmentary Activity of the Chameleon. *Phil. Trans.,* London (B), 223, 495, pp. 27—55,"2 Pis.

685 Zugmayer E. 1908. Ueber Mimikrie und verwandte Erscheinungen. *Zntschr. wins Zool ,* XC, pp. 313—326

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ОРГАНИЗМОВ

A

Abbpa ephippTiim 461
Ablepharus vahlbergii 186
Abramis brama 53
Abraxas grobsulariata 226, 295. 296, 322
Acanthaspis 409
Acanthoclonia saevisymi^ НО, Л84
Acanthopneusfe 478
— magnirostris 478
— oecipitalis 478
Acherontia atropos 171. 263
Acraoa 124, 233, 289. 293, 29P
— horta 226
Acratinae 233. 264, 298, 478
Aciida sulphuripermis 230, 385
— turrita 35, 385, 403, 465
Aciidiidao 172
Acridium violescons 248, 352
Acrocephalus arundinaceu« 472
— schouiobaenus 214
— scirpacous 471, 472
Acronycta alni 378
Actinia 270
— equhia 439
Actinomptra 390
Adamsia 270
— palliata 270 *
Adimantus brachypterus 107
Aelobatis 290 "
Agama atricollis 17, 156, 256. 374
Agamidae 17, 259, 370
Agaristidae 298
Ageronia 28, 367, 369
— amphinome 367
Agkistrodon blomhoffi 105
— piscivorus 339
\gonus cataphractus 147
\griarns trilinpata 93, 91
Agrionidae 118
Agriopis aprilina 114, 372
Vlaus hieroglyphicus 378
Albabophis rufulus 338
Alcedinidae 148
<Ucedo atthis 143
Alcidcs ruptus 226
— trifidus 378
Alcidis agathyrsus 458
Alopex lagopiis 31
Alpheidae 389
Alpheus 386
Amauris 124, 289
\mazona arstiva 245, 262
Ameiva 289
— surinamensis 17
Amesia 355
\mia sellicaiida 229
Ammomanes 22
— deserti annae 22
— azizi 22
— coxi 22
Amorphoscelis annulicornis 384
Amphibolous barbatus 130
Amphignathodon giionthcri 87
Amphiprion 273
— akallopisus 273
— cphippium 273
— percula 273, 274
— polymnus 273, 274
Anacardium occidontale 265
Anoea 363, 407
Anasa tristis 322
Anatidae 149, 420
Andrena 322
Anemonia sulcata 273
Anguilla anguilla 29
Anolis 17, 26, 250
— carolinonsis 41
— cquestris 105
— ortonii 250, 374
— sagrei 338
Anomura 270
Antedon rosarcub 409
\ntennariidac 390
Antennarius marmoratu» 388, 390
— notophthalmus 104, 428
\nthia sexgultata 236. 237, 440
Antholoba reticulata 270
-Vnthomyza 459
4nthus pratensis 296, 471
^ntithamnion 400

Apatura iris 47
Aphnaeus 422
Apis 276, 322
— mellifcra 336
Aplysia punctata 29, 399, 401
Apodichthys flavidus 38
Apomotis cyanellus 205
Apostolcpis 253
Apterona 412
Aptoceras fasciata 93
Aquila 187
Arachnothera magna 475
Aradidae 369
Arthidoris johnstoni 399
— tubereulata 399
Arcliidae 319
Arctornis producta 249
Ardea 187
Ardetta iwolucris 160
Arenaria interpres mterpres 147
Argiope filiargentata 405
Argya 472, 475, 476
Ariamnes gracillima 121, 406
Aristelligcr 128 142
— praesignis 370
Arius proops 171
Artocarpus inciba 402
Aruanoidea grubaneri 384, 428, 429
Asilidae 289
Asio flammeus 150
— wilsonianus 202
Asota alcipbron 337
Asthenosoma 311
Astraca 389
Astroscopus 130, 434, 450
A°lur 187
Ataxia spinicauda 469
Alelopus stelzneri 231. 236. 305, 334, 339
Athalia cordata 226
Atherina laticeps 49, 319
Athens squamigcra 12
Aularches miliaris 294, 318 334
Aulocera swaha 124
Automiris io 56
Axis axis 32
Azilia 405
Azteca 276

B

Baetis binoculatus 348
— pumilus 348
— vcrnus 348
Balinta octonotata 427
Balistidae 297

Batracbopsis megalopyga 87
Balrachoseps attonuatus 236
Bauhinia 26
Betixa 98
Bibio johannis 334, 335, 348
Biston betularia 24
— var. carbonaria 24
Bitis gabonica 71, 88, 110
Blennius pbolis 191
Blepharopsis mendica 384
Boa canina 12
Boarmia extersaria 24
— var. cornelseni 24
— gemmaria 121, 368, 465
— pimctinalis 24
— var. humperti 24
Boidae 1
Boisrinae "12
Bolbonata 392
Bombinator igneus 238 246 292
Bombus 453
Bombycidae 3/8
Bombyludac 466
Botaurus Icntiginosus 396
— stellans 160
Bothrops altr-rnattis 72
— atrox 257
— bicolor 12
— jararaca 72
— jararacussu 71
Brachinus 292
Brachycentrus subnubilis 225
Brachystethus cribrum 237, 264
Brachytronini 118
Braconidao 456, 464
Bradyornis ater 268
Bradypus tridactylus 14, 75
Bryophila perla 372
Bryopsis 400
Bubo bubo desertorum 141
Buccrotidae 148
Bucortus 1S7, 304
Bufo americanus 246, 306. 307
— bufo 291, 323, 340, 341, 346
— marinus 241, 243, 244, 292. 308
— ockendeni 87
— peltacephalus 266
— superciliarib 57, 78, 366
— lyphonius 87, 157, 360, 361, 365, 366
— valliceps 87
Bulla 265
Burhinus oedicnemus 126, 147
Buteo 187
— rufofuscus augur 187

C

Cacicus 276
— cela 275
Caiidris alpina «chinzii 147
Caligo 442
Callamesia 455
Callionymus ljra 291
Calliptamus italicus 94, 95
Callula pulchra 241. 249, 252, 308
Calobata 467
Calocosmus \enublus 469
Calopbis trimaculatus 254
Galotes versicolor 41
Caluella brooksii 96
Calystegia sepium 36
Campephaga nigra 468
Camponotus 414, 456, 467
— compressus 462, 467
Camptogramma bilineata 23
— var isolata 23
Cannula linearis 385
Cantharididae 317, 469
Gapella gallinago 147
Capitonidae 148
Capnoptera 256
Caprimulgus 107
— aegyptius 140
— europaeus 124, 150
— nigrescens 421
Garabidac 440
Carabus violaceus, 289
Carausius 44
— margaritaceus 384
Garcharinus lamia 52, 178
Cardioglossa gracilis 73
— leucomy°tax 73, 101
Cariama cristata 334
Gasarca ferruginea 149
Gassididac 137
Cassiopea 291
Castnia 459
Castniidac 459
Casuarius galeatus 145
Catautops decoratus 333
— melanostictus 333
Cathanstes aura pcrnigra 304
— spptentrionahs 158
Catoblepia 363
Gatocala 425, 427
— electa 114, 369, 425
— nupta 130
Causus rhombeatus 72
Cavolina (arrani 291, 311
Ccbus 332
Cellepora 270
Centropus sinensis 186

Cephaelis tormentosa 380
Cephalococma lineal:a 385
Cephalophus doriae 51
Cerambycidae 469
Cerastes cerastes 71, 262
Ceratobyla proboscidea 87
Ceratophrys corauta 62, 240. 308, 414
— ornata 87
Cercopithecus 312, 332, 333, 352
Cerioides breviscapa 466
— variabilis 466
Cortbiaxis 276
Cerura 412
— bifida 182
— vinula 75, 238, 256, 259, 294
Cettia cantans 474, 478
Chaerocampa 249, 442
— elpcnor 252, 352
— ncrii 352
— osiris 352
Chaetodipterus 54
Chactodon 54
— beimetti 104
— capistratus 73, 104, 423, 424
— plebejus 423
— unimaculatus 89, 424
Chaetodontidae 54
Chalcopelia afra 152
Chamaeleon dilepis 17, 156, 350, 363
— pumilus 17
Cbamaeleontidae 240
Charadrius apricarhis 147, 158
~ bJaticula 147
— morinellus 145
Charaxes 124, 217, 298, 400, 418
— candiope candiope 299. 400
— ncanthes 125
Ghelmo muellen 424
Chelus fimbriata 436
Chilodactylus gibbosus 104
Chilomenes lunata 226
Chiromantis xcrampclina 231. 369
Chlamydosaurus kingii 242. 250, 251, 257
Chlamydotis undulata macqueeni 159
Chlamys 378
— apricaria 379
— arcula 379
— sticaca 379
Chlorophis 12, 187, 376
— neglectus 12, 338
Choeradodis 362
— rhomboidea 365
— stali 384
Choetophorus eretiferus 409
Choloepus didactylus 14

Chondropython viridis 12
Chorthippu[4] parallelus 93, 94
Chortophaga viridifasciata 212
Chromodoris 291
— diardii 348
— reticulata 311, 348
Chrysanthemum coronarium 36
Chrysopa 409
Chrybopidae'266
Cicadidae 235
Cichlasoma fesfivum 103. 104
Cichlidac 54
Ciconia 187
Cilix 412
— glaucata 377
Circaetus 187
Circus 187
— macrurus 138
Citellus spilosoma obsidianus 20
Citheronia 184
Clamator glandarius 474—476
— jacobinus 472, 473, 475, 476
Cleora lichenaria 203, 372
Climacteris erythropus 145
Clupea harengus 52, 53
Clytus arietis 226, 455
Cnipsus rharhis 429—431
Coccinella bipunctata 335
— conglobata 335
Coendu 252, 264, 278
Coenonympba 417
Coereba 275, 276
Colias cdusa 57
— philodice 208
Colius striatus 152
Colobopsis culmicola 413
— paradoxus var. janitor 413
— truncatus 413. 414
Colobus occidentalis 227
Coluber couperi 246
— quadrilineatus 246
Colubridae 12
Columba palumbus 151
Comatula parvicirra 389
Concpatus 263, 279
Conopeum 270
Constrictor constrictor 71, 105
Cophotis ceylanica 17
Copidita thonalmus 469
Coracias benghalensis 143
— garrula 143
Coraciidae 148
Cordyline australis 120
Coreidae 264, 266. 427, 467
Coronella 187
Corvus 187
— corax ruficolli» 143
Corvus cornix 210, 475
— splendens 476
Corythophanes cristatus 17. 88
Cosmotriche petatoria 297
Cottus 38, 450
Cotiirnix coturnix 132
Cotylosoma dipneusticuni 384
Crabro cribrarius 335
Crangon 43, 44
Craspedum phyllomorphum 115, 116
Cresiscus \iridis 150
Oremlabrus 38
Criorrhina 463
Crocallis elinguaria 92
Crocidura 264
— coerulea 286
Croesus septcntrionalis 231, 259, 264, 265, 293
Crotalinae 11, 12, 437
Crotalus confluentus 71, 105
Croton sylvaticus 400
Crotophaga 276
Cryptodromia pileifera 271
Cueulidae 149
Cucullia verbasci' 293, 296
Cuculus canorus canorus 296, 470, 475
— telephone 472, 474
— polioccphalns 474, 478
Cuniculus paca 32
Cursorius cursor 147
Cycloptcra 365
Cycloptcrus 486
Cyclosa earoli 405
Cyclosa caudata 405
— filiobliqua 68
— globulifaciens 405
— tapetifaciens 405
— tremula 405
Cylindrophis rufus 253
Cyllene crinicomis 469
Cynaelurus jubatus 51
Cyphocrania gigas 384
Cypraea pustulata 388
Cypsehdae 148
Cypsilurus furcatus 29
Cyrtacanthacris cyanea 333
— ruikornis 333
Cyrtophora bifnrcata 405

Dactvlopttris voliians 390
Dama dama 33
Damdeus geniculatus 409
Danaida plcxippus 233
Danainae 233, 264, 298 459, 478

Danais 293. 298
Darnis partita 235
Dascyllus aruanus 89, 104
Dasychira fascclina 439
— pudihunda 293, 297, 439
Dasypeltis 145
Dcilcphila euphorbias 264, 293
Dt lesseria sanguinea 399
Delias agoslina 452
— belladonna 452
— crithoe 453
— cgialea 453
— eucharis 452
— indistincta 453
Delphinub delphis 52. 178
Dendraspis 12, 244, 376
— viridis 12
Dendrelaphus tristis 253
Dendrobates tinetorius 236, 292, 305
Dendrocolaptidae 149
Dendrohyrax 486
Dendrophis 338
Dermaleipa juno 425, 426
Uiadophis amabilis 254
Dicrurus 217
— afer 304, 468
Dicrurus ludwigi 304. 468
Dictyophorus laticinctus 264
— productus 294, 333
Diemyctylus torosus 236, 309
Diodonti'dae 234, 239
Diphtcra orion 114, 372
Diplopoda 310
Diponthus bivittatus 106
Dipsadomorphus 262, 338
— dendrophilus 226, 259
— gokool 259
Dipsas 262
— ceylonensis 259
Dirphya 456
Discoglossus pictus 87
Dismorphia 459
Dispholidus 187
— typus 240
Distomum macrostomum 222, 438
Dolichotis patachonica 75
Doliophis intestinalis 253
Doliop.s curculionoidcs 266
— gtometrica 266
Dorippe 171
— astuta 411
Draco 425, 431
— dussumieri 431
— indochinensis 431
— maculatus 431
— norvilli 431
Draconia rusina 116
Dromas ardeoJa 149
Dromia vulgaris 271
Dryophis 375, 376
— fasciolattis 102, 105
— mycterizans 253, 257, 376
— prasinus 376
Duomitus lenconotus 381, 382
Dysodius lunatus 115. 116, 369

E

Echeneis 486
— naucrates 55
Edalorhina buckle\i 87
Edessa 266
Elacate nigra 104, 105
Elanus 187
Elaphe 12, 145
— prasina 11
Elaphidion gutHventro 469
— nanum 469
Elapidae 12
Elateridae 469
Elissoina lauta 466
Embcriza 472
— cioides 474,
— schaeniclus 335, 421
Encoptolophus subgracilis 212
Enhydrma valakadien 52
Enicurus 472
Enteromorpha 400~
Enyo japix japix 132, 368
Epeira diadema 295
— prompta 17
Ephemera danica 310
Ephemerella ignita 225
Ephyra omicronaria 29
— pendularia 29
Epicopeia polydora 455
Epicharmus marchali 384
Epinephele hyperanthus 124
— ianira 78, 124
Epinephelus 274
— hexagonatus 400
— striatus 39, 40, 67
Epistor caAiftr 132, 368
— gorgon 132
— lugubris 368
Kpizoanthus 270, 271
Equcs lanccolatus 74, 89, 104
Eqnus burchelli granti 51
Eremiaphila braucri 254, 431
— turcica 384
Eremias namaquensis 419
Eremocharis insignis 130, 385, 403, 465

trethizon 252, 264, 278
Ennaceus 264
— aethiopicus 283
— collans 284
— turopaeus 283
— frontahs 283
Enogaster lanestrib 230
Mistahb 319, 4o3
Enthacus rubecula melophilus 471
Eroma clcodora 90
Esox lucms 53
Estigmena chinen^is 46b
Estigmemda vanabilis 466
Euchloe cardammcs 90
Fuchlons pustu'ata 410
fucosmia certata 121, 465
Fudjnami4 scolopateus 472—474, 476, 477
Lugcnia 394
Lumemdae 461
Eunomos angulan a 28
Lupagurus btrnhardus 272
— constans 411
— cuantnsis 270, 411
— pudeauxi 270
— pube^cens 271
Euptmpbix natteren 87, 424
Eupithecia abbreviate 120
Luploea 293, 455
Eupogonius pilosulus 469
Eurychora modcsta 409
burypyga helms 254
Eusemia euplumia 298
Lutenia «aunta 216
Lxocoetua volitans 52, 53

p

bacelma coronata 439
Falco anatum 225
___pertgrmus 138
Felidae 172
relib bengaiensis 51
— caraool 19
___l co ig
— manul 19
- nebulosa 18
___onca 18
— pajeros 19
— pardalis 18
- pardus 18
— berval 51
— silvestns 18
— tigns 18
— uncia 18
— viverrma 18 51
Firuhna 270
Ficrasfer 55
Plata 393, 394
— nigrocmcta 343
- superba 393
Flatidae 385, 394
Fluvicola 27b
Fnngilla montifnngilld 472
Fucus 399
Fulgora 425
— intricate 427
— spmolats 114, 427
tulgondae 431, 443

G

Gaeana atkmsoni 427
Galathca 386, 389
Galbulidat 148
Gambusia patruelis 203, 205
Garra 486
Gasterosteus 38
— spinachia 102, 105
Gastromyzon 486
Gastropaclia quercifoha 34
Gabtrophrj ne elegans 424
Gastropyxis smaragdma 12, 105
Gehyra mutilata 42
Genetta tigrina 51
Georhysus pygmaeus 409
Geotrygon montana 151
Gerrhonotus infernalis 321
Gesonia mundata 98, 107
Glaucidium 187
Glaucopis foimosa 298
Glaucus atlanticns 55
Glenca irtsme 458
— pulchella 455
Goxiepteryx rhamm o7
Gong} his gongjloides 116, 384
Goniaea australasiae 367
Gonodontis bidentata 372
Gonoptcra libatrix 108, 116
Gorgonacea 387
Gorgonia augusta 363
Fiacffa coccophaga 429 431
Спчоп 2(4
— furax 280, 281
Gymnodactylus albofasciatus 73
Gymnosarda pelamis 178
Gymnura rafflesii 264, 284
Gynaecia dirce 422

H

Hadrotettix trifasciatufe 96, 212
Haematopus ostralegus 147

Haetera 363
Halcyon 187
— smyrnensis 143
Haha wavana 295, 322
Hahcbonana pашcea, \ar papilla ns 399
Hahctus 347
Hahmeda 391
Hamamelis 265
Hamanumida daedalus 12o
Haminca h-\datis 310
Hansenia glauca 394
Heihpus ocellatus 440
Heleodytes 276
Hclicanon gutta 419
Hchconmae 233, 264, 295
Helicon] us 231, 233
— chanthoma 233, 265
— hydaius 260
Hehocopns mouhotii4 262
Helix aspersa 337
— nemorahs 337
Hcloderma horridum 230
— suspectum 230, 231
Hemaris 459
— fu«formi4 235
— titjus 23o
Hemerobms 408
Hemidactjlub 338
— lesohenaulti 370
— таЬоша 167
— plaHuiut. 128
— nchaidboiu 105, 130, 370 371
Htmigale hardwicki 51
Hemisciera 425
— miculiptmns РЭ
Hemochus macrolepTdotus 89, 104
Hepatus achilks 439
— matoides 40
— chilen^'s 270
Heptagema'sulphuria 310, 348
Hermaea dendritioa 400
Hcrpetodryas 338
Hesthebi^, ferrngmeus 461
Hestia 446
Hestiasula Багаллака 255, 259, 262
Heterodon 243, 257
— plalyrhinus 246
Htttronotus armatus 226, 235
— tnnodosus 463
Heterops dimidiata 469
Heteroptera 455
Hetcrorrhma africana 13
— elegans 13
Hierococcyx sparveroides 475, 478
— vanus 472, 473, 476
Hipparchia pansatis 124
Hippoljtfe 43, 44 400
— acuminata 366, 391
— varians 13
Hirundinidae 148, 149
Holacanthus semicirculatus 172
Holaspis guenthen 419
Holocentrus asceniioms 229
— siccifcr 229
— tortugae 229
Hoplophrjs oattsi 386
Hororais 478
Huechjs sanguinea 235
Hueuia proteus 391
Huphma abnormis 458
Hjaena hyaena 51
Hjas 270 437, 438
— arantus 409
— coaictala 437
Hybernia leucophaena 120
Hydractmia 270
— sodalib 411
Hydrallmania falcata 409
Hydnssa 270
Hydrophidae 52, 457
Hjla 322
— arborea 14, 322, 340, 345—34T
— cinerea 348
~ coerulea 16
— fcmoralis 369
"У la g ou g h" 41
— leucophjllata 67, 85
— nasuta 117
— squirella 369
~ vasta 30b
—, venulosa 8 , 308
Hylambates maculatus 436
Hylodeb ventnmaculatus 87
- longirostns 96
Hjloicus pmastn 28' 110 117 36a
Hylotoma piui«ona 458
Нутепоринь Ькогшя 61, 384, 445
Hyprrohus 306
- fgus 345' 347
- Ьа У 0ш Zf~^>^J „,
~" marmoratus 236, 345, 347
Hypocrita 231 319
'Tnl^o^'a|a? 26 23o 238, 289, 295 - 37, 33o
Hypsa alophron 337
"Л cribtata 277
— 6 j t 277

I

Ialmenus 467
Ichneumomdae 455, 46T

Icterus 276
Jctonjx 264 279
Idolum chaboln uni 244 248 2OJ 262
IguaDa 17
— tubtrculatd 36ri
Iguanidae 17 2J9 289 321 370 374
I'archidae 54
Inachus 409
[лпшсич japomcus 38
Indaea tdulis 399
Indio bivittatus 189
T-oglo'-oa A\oodii 90
bognathus 231, 2D9
— mentchus 426
— scvron 114, 426
— swainsom 110 2i9
bums oxjrlrsnchu* 52
Ithomi nat 4)9
Uuni 459
Ixobivchiib 18
— cxihs 160

K

KiJhma 25, 181 18o, 359, 362, 616 i z b
— paraltcta 90' 36a
— philarchus 395
Kassma sencgalensis 8
Kaupifalco 187
Kenvoula picta 228
Ketupa fla%ipes 169

L

I abdacu^ piolafus 406
Lacuotrtphcs 4?5, 426
Lacerta "agilis 296
— nmralis 321
— vmdis 20S, 29o, 296
— ммрага 296
lacrrtidae 419
I ichesis tngonocephalus 102 10ti
Lielia соепоча 439
I igopus 420
— mitus millaisi 150
Lagostomus tncholactylus 7o
L-miPllana ptr«p]cua 387
Laminana 229, 399
L4mpvndac 266
LampMis 352
Langia zon7eroidcs 263
Ьатич 472
Lannvora 472
Ьачосатра que cus 297
I a'iognathus sacoostoma 435
fatcrnana 444, &Ti
Leander 44
J umadophib \indis 12
I epido^ttn^ ^450
— osseus 166
— plat\ stomus 101, 102, 16h
Leptaens monteiroi 78 97
Ltptinotarsa decemlmcata Ml
Leptoclinum asperum 487
— duniin 387
— fulgidum 487
— gplatiDO«um Й7
Uptocola op raffa '-'M
1 rptodactylu« nn itacinu'. 87
Lcplogorgia virgulata >87
Loptopehs, 306
- johnstom 14 34o, ^47
L ptophis 12 338
— mexicanus 12
ltptophlebia marginal i оч&
Leptophyes punctatissinu 15
Icptostjlus inera«4atus 469
Ltplotngla buigeri 250
Lepus amencanus 32
arctic
I сатм^п^ ->2
— Mlvaticns 3>
— tlmldus 3'
Icshdao 118
Leiiascus leucibous a3
— rutilu4 5i
Luicochrysa lateiilis 266
Ltuccphlib-a Imeata 118
I tucorhampha 249, 446
— ornalus 246, 248
Libellulmae 118
ligdid adu^tata 40
Lnrimus aeneus 409
Liolepis belhana 249
Litbinus nigrocnstalu^ 67 227, 373
Lobiplinia malabanci 22
Lonchodes 398
Lopliaetus 187
Lopbiomv^ ibeanu 2o2
Lophius pibcatonus 67, 116, 444, 435
Lopliopsctta maculata 39
Ions tardigrade 312, 319
1 utianus 274 349
— griscus 49 291, 349
Ljcaena icaius 422
I\caemdae 418 422
I \cia hirtana 214, 215
Ljudae 284 454, 466 M18, 469
Ljcodcres hippocampus 3Я0
Г jcophidion 187
— capcnse 18f
Ljc-osa 295

Lvgodactylus 486
L\mantnidaD 249, 419

M

Mabuia donae 73
— qumquttaen'ata 17, Юо, 117, 423
Macnna ju%enca 3o
Macrocheljs tmimiBckn 440
Macrocneme 455
Maciodiptprjx 152
— longipennis 124
Macroprotodon cucullatus 246
Maia 270
Majanga ba^ilans 384
Malacosoma ntustria 182
Mammihfera 271
Mantella Ьарош 87
Mantipus ocellatus 424
Mantis rehgiosa 209 210 384
Marganlifera 291
— vulgaria 348
Marpcssa muscosa 16
Matuta 147
Mcgahxalus 306
— brachycnemis 34o, 347
— fornasmii 67, 83-85, 343-345, 9Y
Mcgalops atlanticus 52
Melamtis i«mene 124
— zitemus 217
Melastoma polyanthum 61, 445, 446
Meles meles 280
Meha UsMllata 271
Mohcocta bijiiga 275
Meliponmae 293
M.iif vnM op/ 9Я0
K ™ba'a c '23t 380 385, 392, 453 463
M^wia 9f4 ?79 282
и „ I n^fllatus' 149
M-mcrgaSr 149
Merluccius vulgans 52
Mcro^ЛраTer 143
— пегчсиь 143
Mesophjlla 228
MmTodes ornata 363, 365
MicroSm."Atom 456
Mf-us %
Mmous mermis 410 411
Mi^umena vatia 17, 35, 36
Molorh horndus 88, 108, 375
Monacanthidae 396
Monacanthus scriptus 401
Monocirrhus pol\acanthus 104, 166 355^ 35й, 353, 359, 365, 396
Mormia neonumpha 425, 426
Motacilla alba jantlbi 320, 471
Munida 389
Muscivora mexirana 437
\lu«ophagidae 14, 152
Mustcla ermma 31
— mvahs 31
Mustelus cams 38 174
Mjraitsis mdi^tars 124
Alydius 264, 280
Mynes doryca 458
Myodes lemmus 31
Myrmarachne 456, 462, 467
\hrmecophaga jubata 75
M\rmecophana fallax 463, 464
Mjrmecotjpus cubanus 467
^hromdes 398
\ivzostomidae '89

N

Nabis lati\entns 464
Лат 243
- bungarus 339
— nigncolhs 242 246
Naiacoccus serpentmus 378
Nandidao 355
^a'ua nasua 26o
>atnx himHavana 253
- oliyacea 338
— stolata 252
Mue»te» ductor 52' 53
Nematopus indus 237, 264
Ncothunnus albacora 52
Neotis cafra denhami 155
Neotoma albigula mdas 21
- Icpida 22
S?Lti longanum 228
Nepidao 427
Neurosymploca xanthosoma 249
Nototrema angusWrons 87
^pTaГop^ it 146
Numma pulverana 93

INumida meleagns 51
Nyctibius 107
- griseus 160, 402
Nycticebus coucang 319 ^

Q

- brevicolhs 464
Octopus 272
Ocypoda ceratophthalma 125, 147 230
Odontopera bidentata 34
Otcodoma cephalotes 463
Oedemendae 469
Ocdipoda coerulescens 96
- mmiata 114, 428
Oenanthe ocnanthe 210
Olethrcutts sahcella 377
Ommatolampis pcrspidllata 441
Omura congrua 403, 465
Oncopcltus mcundus 226
ОщсЬотлз lcucogaster fuligmosus 20
Opheodrys aestivus 12 *
Ophichthyidae 457
Ophryoessa 156
Qporabia autumnata 208
Oraistes punctipenms 97 98, 107
Oroa gladiator 178
Orectolobub barbafus 434
Orgyia gonostjgma 439
-rnUqua 439
Ormthacns 425
Ormthoptera poseidon 13
Ormthoscatmdes decipiens 377 446, 447
Orthotomus longicaudus 412
Oscamus тетЬгапассиь 294, -10
Ostraciontidae 297
Otocyon virgatus 310
Ovulum umplicatum 387
Oxidia 362
Oxya minor 107
Oxybehs 12, 375 376 *
— acuminatus 71 102 105 257 375
— argentcus 105
— fulgidus 12, 71, 376
Oxybltptella «agitfa 107

Pachys stratana 28, 63, 368, 373
Paguropsi^ typica 271
Pais decora 298
Palmatogecko range] 17 375
Paludicola fuscomaculata 424
— sign,fera 338
Paljthoa 270
Pamphantus mimcticus 462
Pancratium 465
Pandanus homdus 446
Pandion haliaetus carolmensii 225

P

ari h

tcs
p7raSthv
ParaJjcntnys dental us M
Parargc cgena 114
- 4hskra 124
Parasosibia parva 382 383
Pamassius mnemo.ynt 262
Parus niger 468
Passenta prasina 12
Pcdiouomus torquatus 145
Pelanndrus platurus 226
Pumatulacea 386
Pentatomidae 263, 266, 293
Pephncus fragihs 116
PPsls sapphirus 4os 465
Perc/ 'laviatili^ o3
Perdix P«dix perdix 150
Pericopmae 459
PerodicUcus potto 352
Perosrnalhu« Палия fubgincus 20
- intermodms ater 21
Peromjscus 19, 21, 194
— cnnitus ^tephensi 20
— cremicus 22
— mamculatus rubidus 19
— pol'tmotus leucocophalus 21
— polionotus 21
Potrochehdon lumfrons 336
Petromotopon cruentatus 99
Phaegoptera 456
Phalaagium opiho 82 373
Phalaropus fulicanus 145
— lobatus 145
Phalera bucepha'a 381 382
Phasianus colchicus 150
Phasmidae 179, 384 385, 428
Phelsuma 17
— andamanense 42

Philme aptrta 310
Philodrjas olfersii 105
— \indi44]mus 12
Philomachus pugnax 146
Philothamnub 12, 187, 376
— mtidus 12
— scmnanegatus 187
Phloea suhquadrata Ho, 116 369
PbJogophora meticulosa 13 116, 367
Phocmcurus phoenicurus 304, 471
Photus labruscae 2a9
— \itis 426
Photodilus badius 195
Photuris Mttipcnms \ar conformis 266
Phoxmus 38
— ioe\is 191
Phromma margmclla 394
— superba 393
Phnnaraclmo rothscbildac 448
Phrjni4.u4 nigncans 339
Phrjnobatrachus acndoides 345, 347
— phcatus 41
Phrynocephalus maculatus 17
— mystaceus 2э7
Phr» nomantib bifa^ciata 231, 236, 292 306
PlTnnosoma 18, 22, 42 127, 242
— ЫатмПп blamvillu 240
— frontalo 18
— cornutum 130, 375
— douglassn douglassn 18
— — ornalis4mum 18
Phrynosoma modt^tum 17
— plaUihmos 18
Phyllium 157, 173, 361 37b, 395
— crurifolium 365, 384
Pbyllocrarua 362
Phyllodes consobnna 363
Phyllomedu-a 339 425
— bypochondnal's °06 339 43Г
Phjllopteryx eques 390, 391
Phjlloscopus 478
— troch.il us 214
Phyllurus 128
— nchi no^us 370
— platurus 116
Plnmateus \indip s 230 248 250, 351
Physjgnathus Itsueuni 105
Pica pica melanotus 475
Picidae 148
Picrella 363
Ркгтае 459
Pieris Ьгачвнае iA
— rapae 34
Pimclepturus cmtresceib 348
Pmnothtrts 55
Pipistrpllu« pipiKtrellub 296
Pithpcollobium 407
Pitdool!ic 145
Platacjdae 54
Plat ax 54, 358, 359, 361, 4C1
— teira 358, 396
— \espertilio 358 459, 365
Platjpleura mira 427
Plecotu^ auritus 303, 315
Plethodon oregoncncis 236
Pleuronecttb 147, 450
— fltsus 39
— plates^a 38
Plotosus anguillans 234
— Prab 291
Podacanthiis tjphon 429, 430
Podargu^ 107, 140, 173, 251, 398
- stngoides 150 402
Poecilocampa populi HO
Poecilothtna 247, 263
Polices 275, 276, 322
Potybia 276
— rejecta 275 276
Polyboroide= 187
Polyborus tharus 279
Poljchrus 17
— marmoratus 156, 3b5
Polvcmus aurpntiacus 229, 311, 439
Polygonia c album 90, 91, 115
Polypedatidae 8o, 436
Polyploca ndens 114
Pomacanthus imperator 423, 424
Pomacentndae 273
Pompihdae 289, 347, 404
Porcellana 386
Portliesia aunflua 230, 264
Pratapa 422
Precis actia 25
— antilope 25
— веьатиь 25
Praimas biaculeatus 373
Prepona 442
Priacanthus cruontatu" 55, 229
Pпопепч clemanthc 452
— cornelia 453
— hyp4ipyle 4^3
— sit a 452
— thestyhs 452
Prionolopha serrata 93, 95, 385
Pnsopus pipcrmus 384
Pristipoma virgimcum 104
Problepsis aegretta 377
Procellanidae 148, 149
Proctotretus 127
— multimaculatus 107

Progne subis 336
Promachus iopterus iC4
Prosopis juliflora 275
Protambulix strigilis 364
Protoparce albiplaga 232
— diffisa 426
— rustica 368
Prunella modularis occidentals 471
Psammopbis 187
Pseudocreobotra wahlbergi 244, 254, 431, 441, 442
Psoudomesomphalia contubernalis 440
Pspudomyrma olongata 462
Pspudopleuronectcs americanu 39
Pseudosphinx teirio 232
Psittacidae 148
Pterocleb quatricinctus 26
Pteroeidcs eligans 386
Pterogobius daimio 89
Pterois volitans 102, 10a. 410
Pterophyllum 54
Pteropbryne tumida 389, 390
Pterostichus madidus 289
— niger 289
Ptilopus cinctus 227
Pfcychozoon 142
— kuhli 17, 127
Putorius sarmatieus 246
Pycnonofus layardi 299
Pygolampis 266
Pylocheles miersii 413
Pyrameis cardui 114
Python molurus 71, 105
— rcgius 71
— reticulatiM 228
Pythonmae 1 2

Qui^ealus quiscula anaeus 202
Rachycentron canadum 52
Raja 147, 450
— erinacea 38
Ramanolla montana 87
Rana adspersa 61, 87
— clamata 306, 323
— limnocharis 347
— mascareniensis 117
— nigromaculata 347
— oxyrhynchus 73, 101
— palustris 306, 307
— pipiens 307
— sphenocephala 73. 101
— stenocephala 73, 101
— sylvatica 323
— temporaria 73, 86, 87, 100, 340, 346
Rana \irescens 323
Ranunculus acris 36
Rapala 422
Reduviidae 264, 3S4. 464
Rfmora 485
Rhacophorus fasciatas 87, 96
Rbamphastidae 148
Rhamphiophis rostratus 186
Rhampholeon bouleugeri 156, 362, 365, 398
— spectrum 105
RhJnolophus ferrum-equinum 303
Rhodogastria 262
— leucoptera 249
Rhodymeuia 400
Rhomalea microptera 233; 314
Rhomboidichthys podas 39
Rhombus 147
Rtrynchocyclus 276
Riopa sundevallii 186
Rostratula benghalensis 141, 145
— capensis 262
Rumia crataegata 129

S

Saccophora 411
Sagartia parasitica 272, 399
Salamandra maculosa 238, 292, 308
Salanx 171
Salmo 38
— fario 348
— trutta 53
Salticidao 166
g ш gcenicug 16
Samaris eristatus 389
Sargassum 391
Satyrus semele 78, 79, 114, 124, 216
Saxicola rubotra 471
Scaphander lignarius 310
Scaphura nigra 455, 465
Scatophagu« 54
Sceloporus floridanus 321
Scoliidae 348
Scolopax rusticola 10
Scomber scombrus 52, 178
Scomberomorus maculatus 52
Scombresox 53
Scopidae 149
Scorpaona mystes 410
Scorpaenopsis 274
Scytasis 463
Selenia bilunaria 25, 29, 129, 215
— lunaria 116
Semotilus atromaculatus 191
Sepedon haemachatcs 246, 294

Sepia officinalis 43, 67, 114. 257, 435
Serpentarius 187
Serranidae 396
Sertularia abietina 409
Sesarma meinerti 230, 254, 310, 440
Shinisaurus crocodilurus 88
Siderone 407
5ika nippon 33
Similium 348
Siphanta acuta 394
Sitticus pubescens 17
Smerinthus ocellatus 13, 15, 56, 110, 133, 244, 364, 365, 442,
Solea 147
— vulgaris 450, 453
Sorex 264
Spharageinon collaro cristalum 212
Sphegidae 347, 404
Spheniscus mendiculus 204
Sphingidae 235, 259, 459
Sphinx ligustri 28, 133
Sphyraona barracuda 52, 53
Spilogalc 264. 279
Spirobolus 292
Spodoptcra abyssinia 35
Spondylothamnion 400
Spongodes pustulosa 386
Stagmomantis 255
Staphylinidae 456
Stauroderus birolor 34
Steatornithidae 149
Stenoma 125, 377
Stenopus 423
Stenorhynchus 410
— phalangium 273
Sterna albifrons 147
— macrura 147
Stoichactis haddoni 274
— kenti 274
Stratiomyidae 466
Streptopelia turtur 151
Strigidae 148
Stringopidae 148
Stringops habroptilus 141
Sturnus vulgaris 335
Stylactis minoi 410
Suberitcs 270
— domuncula 270, 272. 411
Smcinea putris 438
Sylvia communis 214
— hortensis 472
Synallaxis 276
Synomosyna smithi 462
Syneora silicaria 120
Syngnathus 402
— pelagicns 390
Synodontis batensoda 55
Sjntomiidae 455
Syrphidae 453, 466
Syrphus ribesb 226
Syrrhaptes paradoxus 147
Sjssphinx molina 426
Systella 362
— raiflesii 116, 365, 385
Sjstropus 466

T

Tadorna tadorna 149
Taemocampa gotbica 214, 215
Talirada nyseus 422
Tanusia 184, 185, 362
— picta 116
Tarbophis 187
Tajgetis 363
Tephrosia biundularia 120
Terebellidae 229
Tetragnatha extensa 17, 404
— grallator 404
Tetrodon 291, 396
— fluviatiiis 240
Tetrodontidae 239, 292, 297
Tethgoniidae 385
Textor 276
Thalassoma nitidissima 40
— nitidus 40
Thalassophryne 290
Thamnophis ckgans 309
— sirtalis 306
Tbecla 125, 417, 422, 467
— phaleros 91. 418, 422
— rubi 125
Thelothornis 187, 244, 375
— kirtlandii 105, 242, 253, 376
Thera variata 117
Thomisus citrous 444
Thonalmus 468, 469
— aulicus 468, 469
— suavis 468
Thunnus thynnus 52
Thyatira batis 78
Thylacinos cyanocephalus 51
Thyridia 459'
Thyridopteryx sierricola 412
Thyroptrra 486
Tigrornis 187
Timandra amata 92. 363, 365
Timeliidap 475
TinnimcuTus 187, 210
Tipula abdominalis 171
Tipulidae 166
Titanacris carinata 428
Todarodes sagittatu? 178

Trachinus 290
— draco 453
T~ VK™3ᴹ\ • 439 450 53 -f 940
Trachyrhachis кюлла fuscifrons 212
Tragciaphus scriptus sylvaticus 32, 49
Tragocerus formosus 461
Тпсша subvirescens 343
Tnchogaster lecri 103, 104
Trichrous divisus 469
_ pihpenmalus 469, 262
Trigla kumu 250
KCt
lnllium 3b
Triloqua obliquissima 29, 378, 392
TM m al abriS ^
haen 1
Trimcrotropis pistrinaria 212, 213
— saxatilis 399
TIIP fimb a i a 43 3fiq
— пппша сю»
Frochihum 459
Troc a crabroniformis 226, 321, 455
TrogSyte^togJodytes 214
Troglodytidae 149
Trogonidae 148
Tropaea luna 56
Tropidoderus rhombus 429, 440
Trygon 290
Turdidae 148
Turdoides 472, 476
Turnix sylvatica 145
Turtur capicola 152
Tyrannus tyranrms 202, 336, 437

U

Lha 44, 400
Upeneus martinicns 104
Upupa epops epops 138
Uraniidae 458
Uranoscopidae 434
Uranoscopus 434
LTrocentron azureum 14, 289
Uroplates fimbriatus 128, 373, 374
Usnea barbata 372

V

Vanessa io 34, 192, 230, 293
- urticae 34, 78, 114, 207, 215, 264 99^ *
Varan us rjseus 1 7
Venusia легпсиЫа 120
v 009
- vutaaris 226
Viburnum lantana 444
^pɩra ^ 36
vi msseiui 105 110
-ᵥᵢ"upwciliaris 88,' 105
Vinprirtnp 19 44Q
Ж ' lla 453

Xanthopan morgani 119, 125, 368
Xanthorhoe flucluata 63, 368
x^o^^pailLla 412
Xylofropc» &*on 263

Y

^omasa hi oma 91

Z

Zabrochilus australis 382, 383
Zaleoscopus tosae 436
Zamensis 306
— asianus 246
— hippocrepis 246
Zanclidac 54
Zanclus 54
Zeidae 54
Zeus faber 165
Zizania aquatica 160
Zoniopoda tarsata 232, 233
Zonocerus elegans 231, 233, 293, 294, 333
Zonurus 127
Zostera 44, 402
— marina 38, **401**
Zygaena filipendulae 295, 335

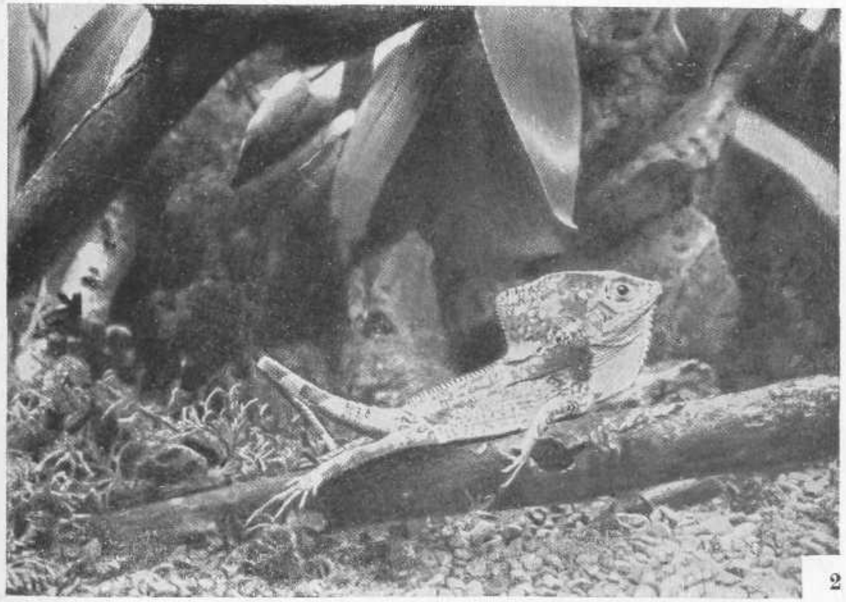
ФОТОГРАФИИ

к книге

Х. Котт

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ
ОКРАСКА
ЖИВОТНЫХ

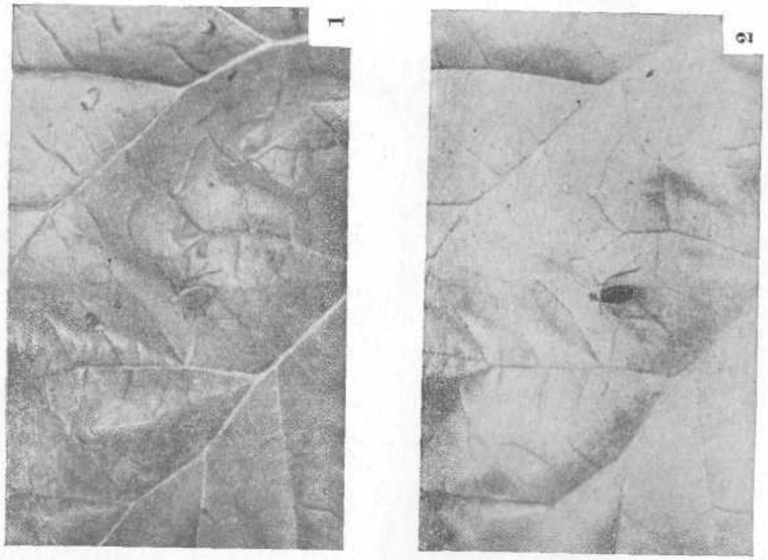
1



2

1 — игуана *Polychrus marmoratus*; *2* — шлемоносная ящерица *Corythophanes cristatus*.

Фото 2.



1 — кузнечик *Leptophyes punctatissima* (панхроматическая фотография); 2 — то же (инфракрасная фотография).

Фото 3.

1 — гусеница глазчатого бражника (панхроматическая фотография); 2 — то же (инфракрасная фотография).

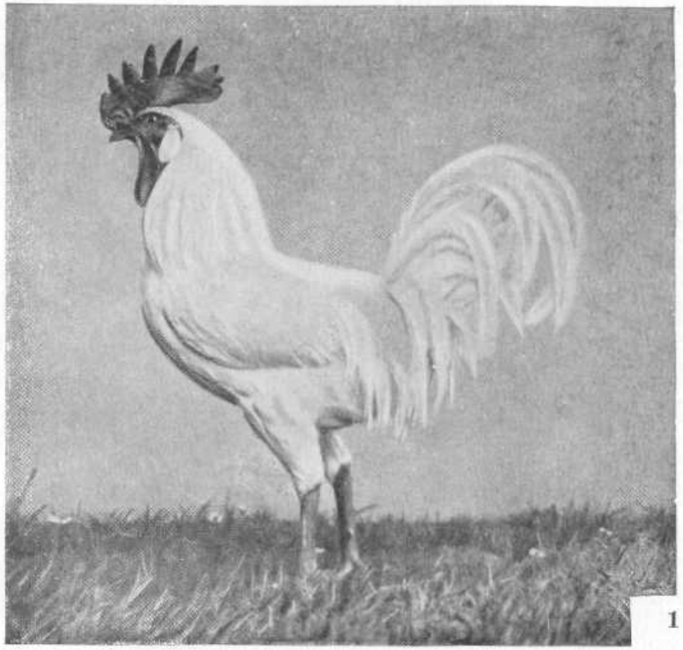
Фото 4.

1 — гага (панхроматическая фотография); 2 — то же (инфракрасная фотография).

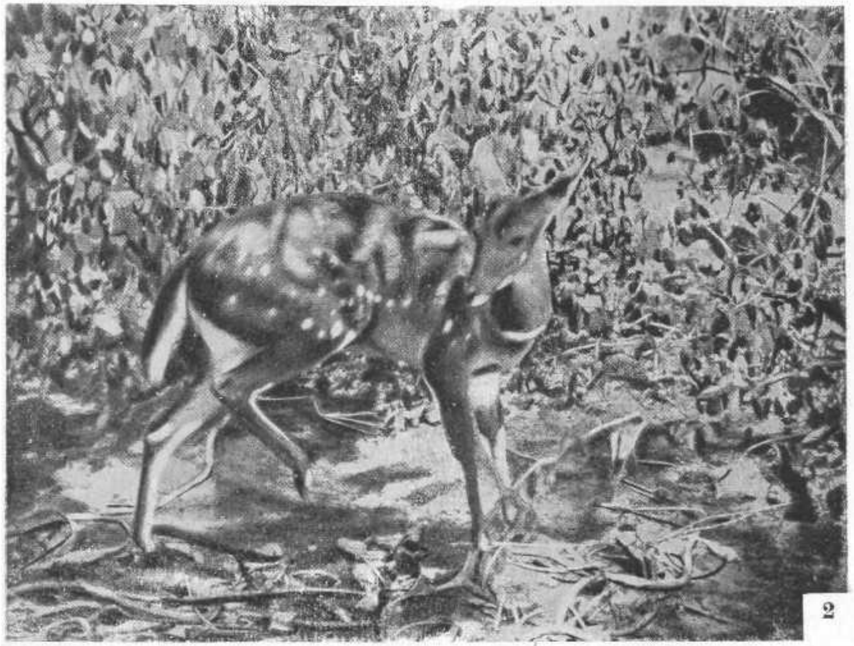
2

1

1 — квакша *Hyla coerulea* (панхроматическая фотография); *2* — то же (инфракрасная фотография).



1



2

1 — белый петух на белом фоне; *2* — большая лесная антилопа.

1

2

1 — лягушка *Rana adspersa*; 2 — роговая лягушка *Ceratophrys cornuta*.

1

2

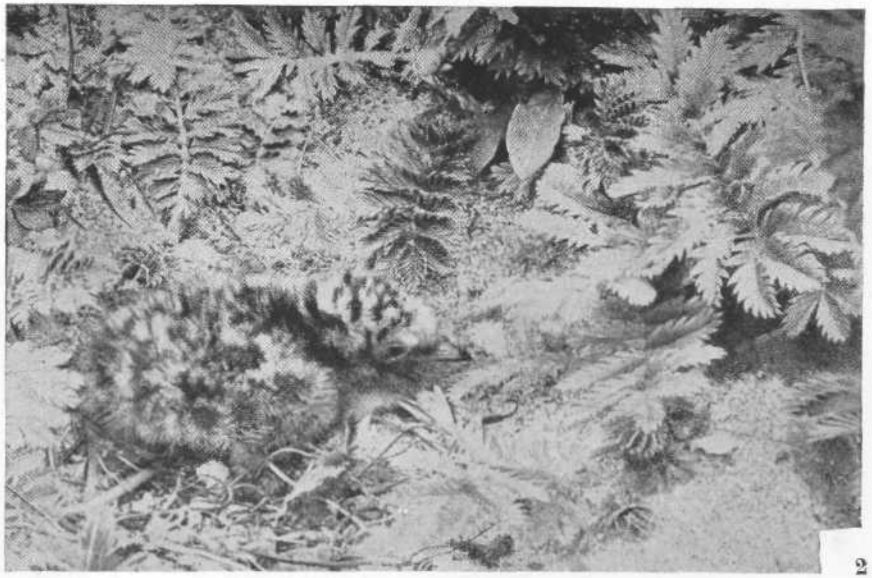
1 — пяденица *Pachys stratario* на коре дуба; 2 — птенец галстушника на гальке.

1

2

1 — гнездо и яйца галстушника; *2* — гнездо и яйца чибиса

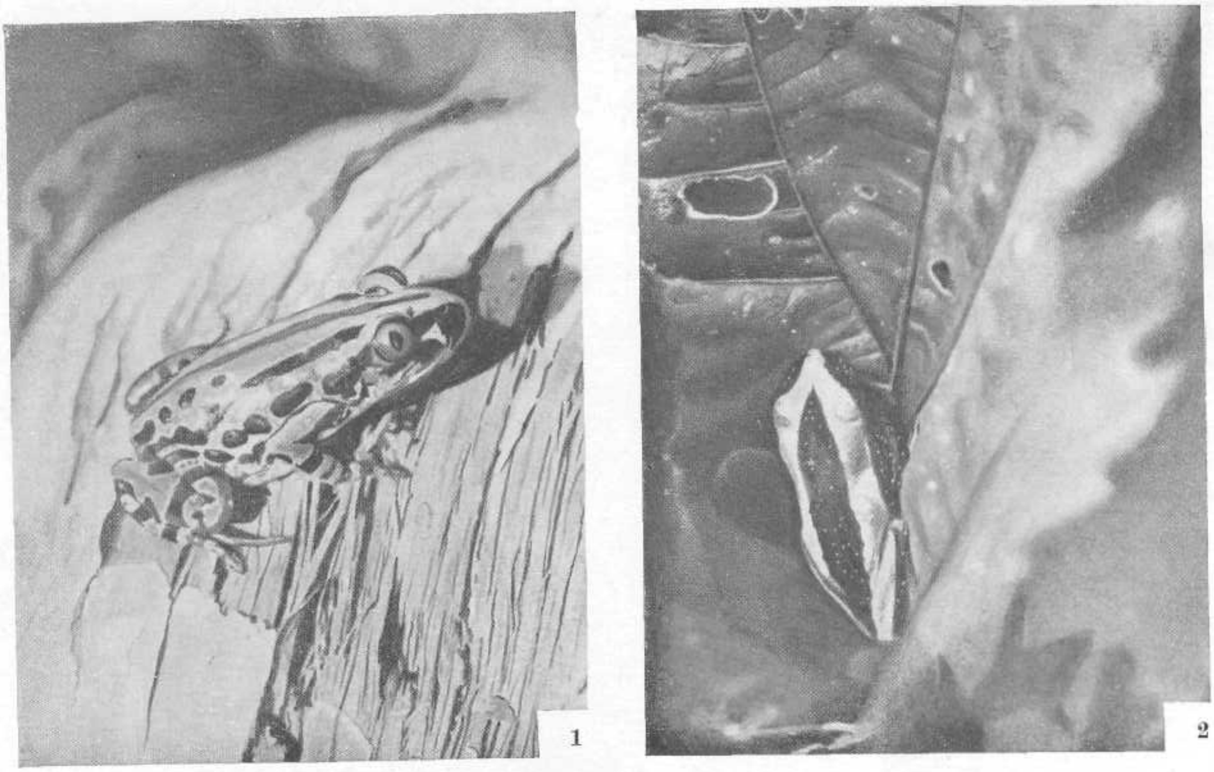
1



2

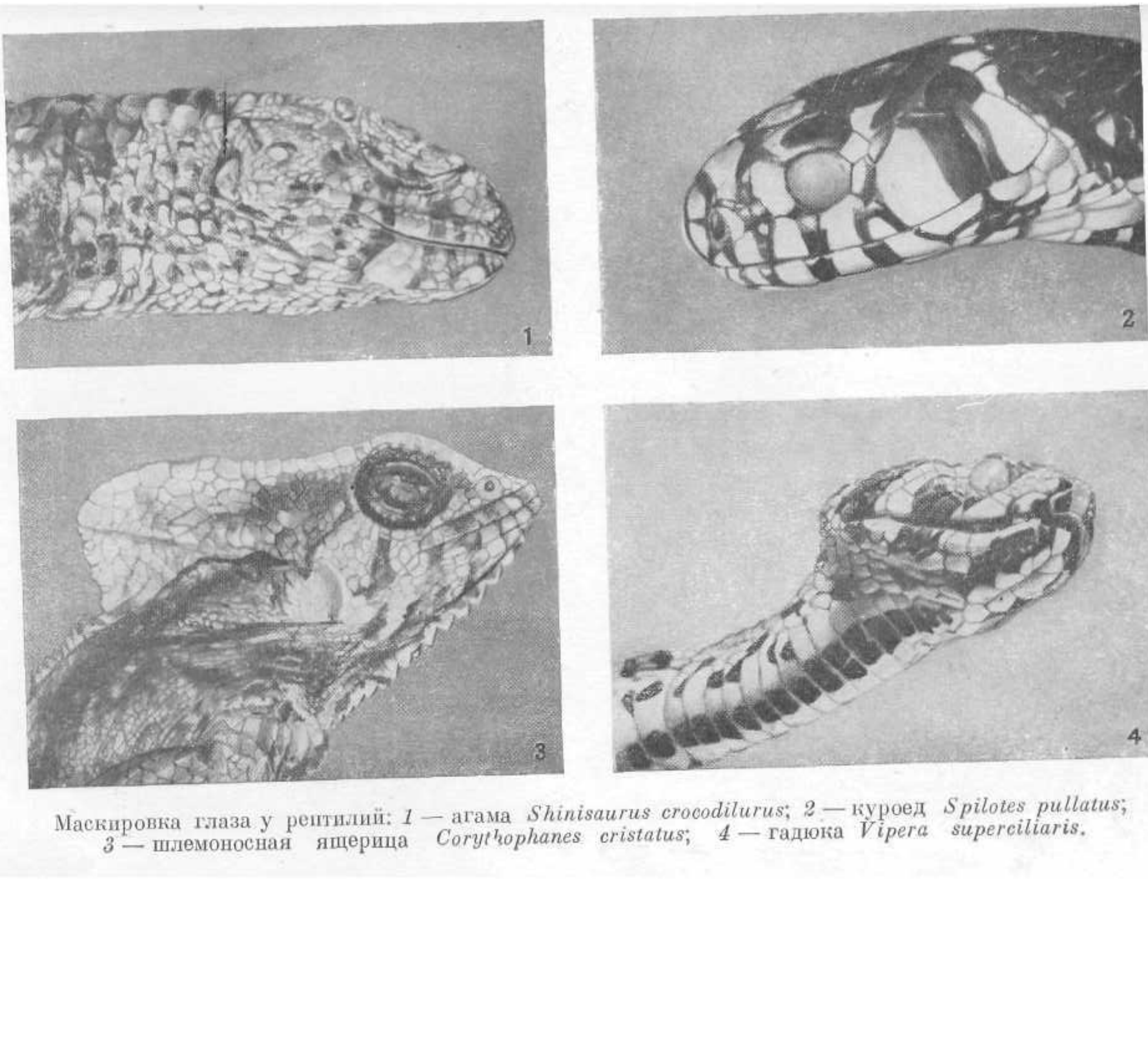
1 — птенцы вальдшнепа в естественных условиях; *2* — птенец крачки в естественных условиях.

Фото 13.

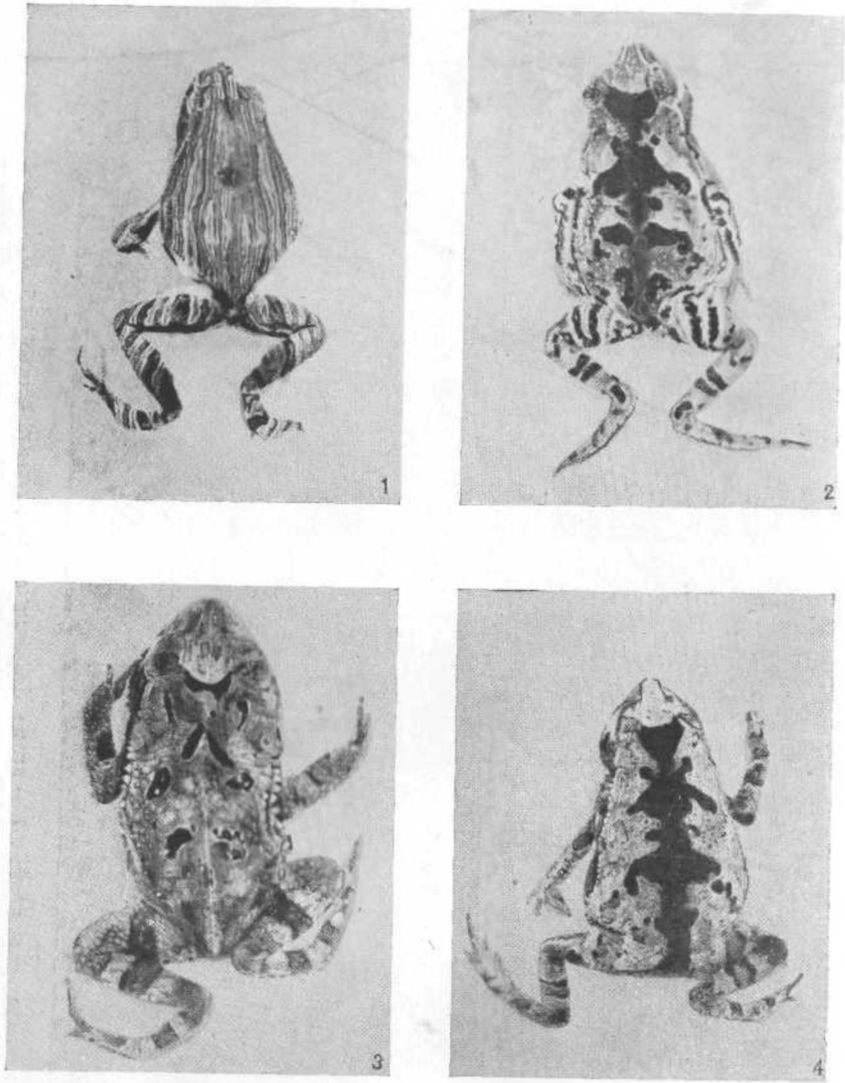


Составная расчленяющая окраска у амфибий: *1* — древесная лягушка *Kassina senegalensis*; *2* — квакша *Megalixalus fornasinii*.

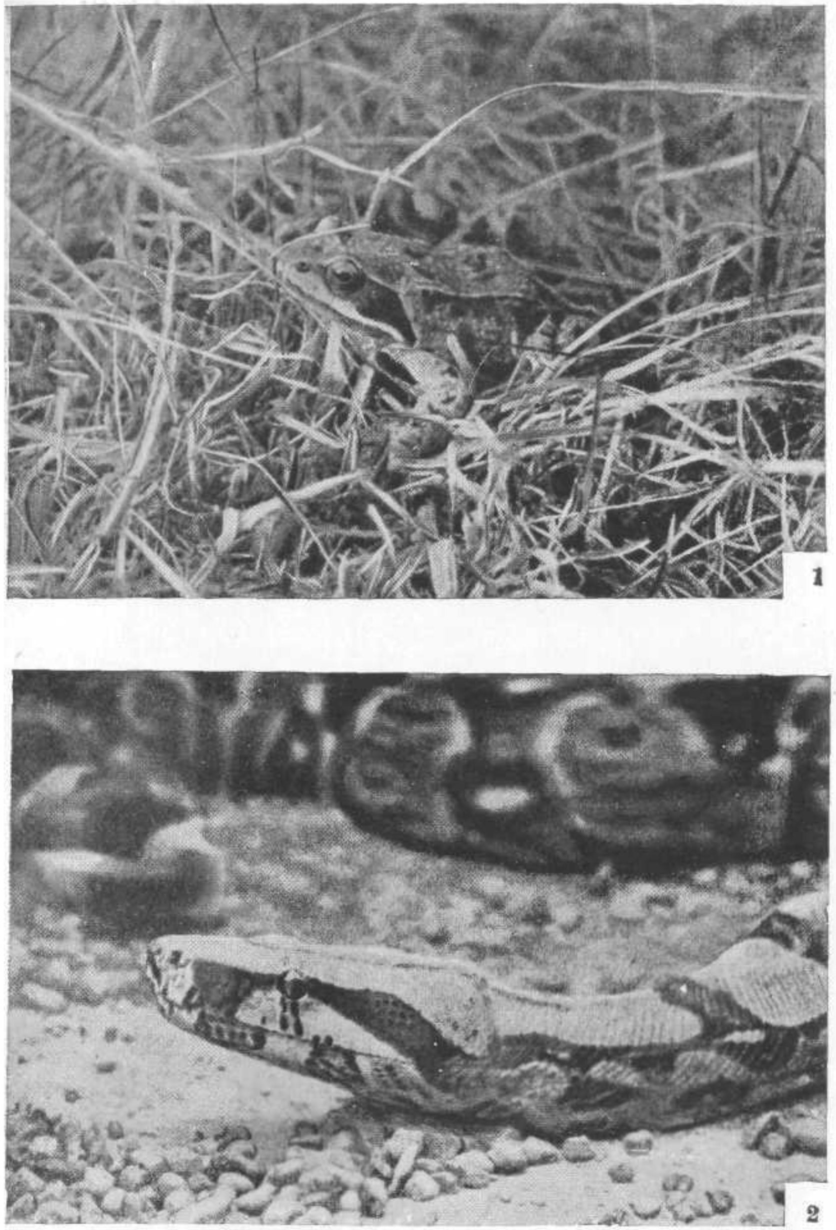
Фото 14.



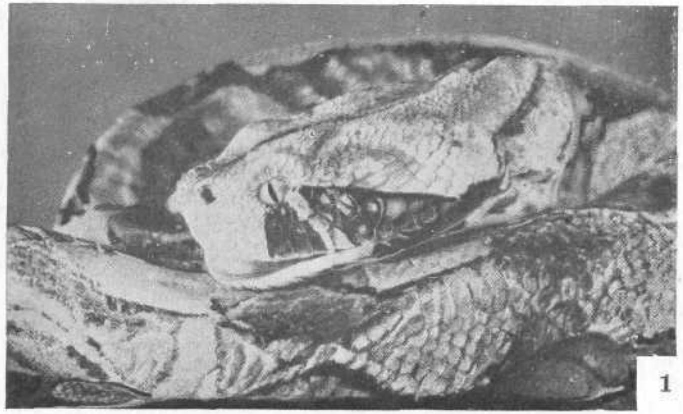
Маскировка глаза у рептилий: *1* — агама *Shinisaurus crocodilurus*; *2* — куроед *Spilotes pullatus*; *3* — шлемоносная ящерица *Corythophanes cristatus*; *4* — гадюка *Vipera superciliaris*.



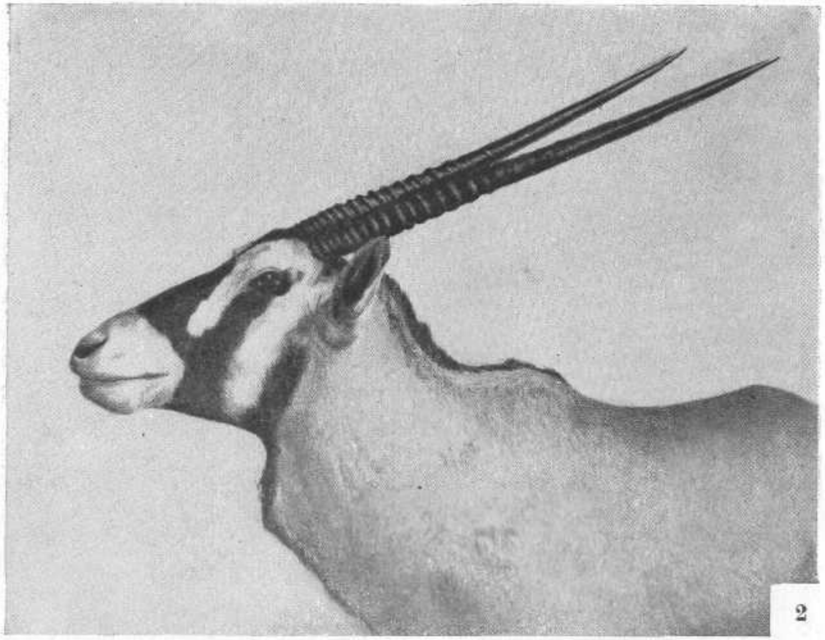
Расчленяющие окраски у амфибий; *1 — Edalorhina buckleyi*; *2 — Bufo valliceps*; *3, 4 — Bufo typhonius.*



Маскировка глаза с помощью расчленяющих полос; *1* — травяная лягушка *Rana temporaria*; *2* — южноамериканский удав *Constrictor constristor*.

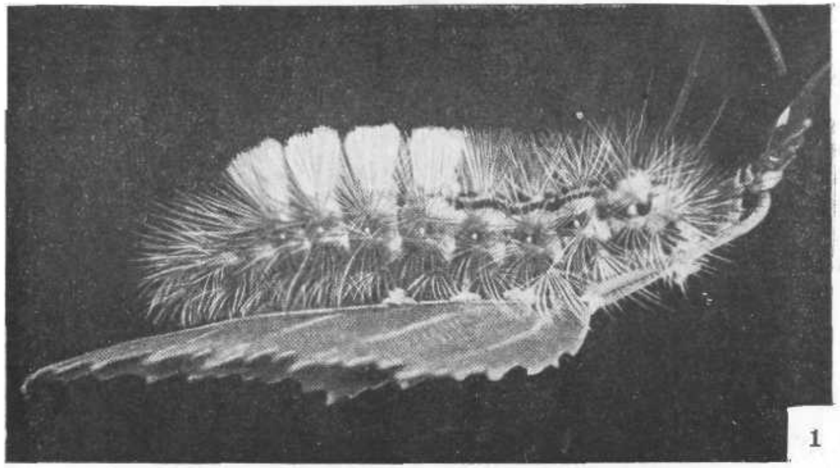


1



2

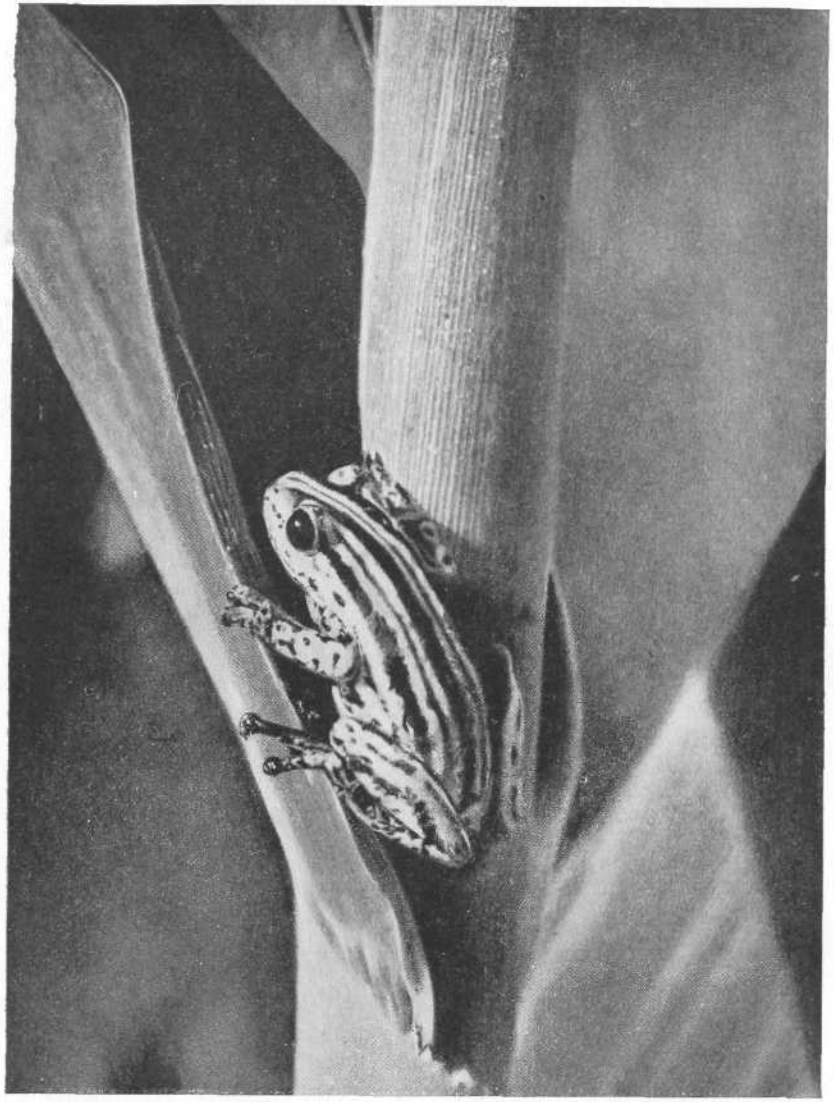
Маскировка глаза: *1* — габунская випера *Bitis gabonika*; *2* — сернобык *Oryx gazella*.



1

2

1 — гусеница краснохвоста *Dasychira pudibunda*; *2* — пяденица *Timandra amata*.



Мраморная древесная лягушка *Hyperolius marmoratus* в естественных условиях

1

2

1 — восточноафриканская серая хватающая лягушка *Chiromantis xerampelina* на коре; *2* — покровительственное сходство со скалой у широкопалого геккона *Tarentola delalandi*.

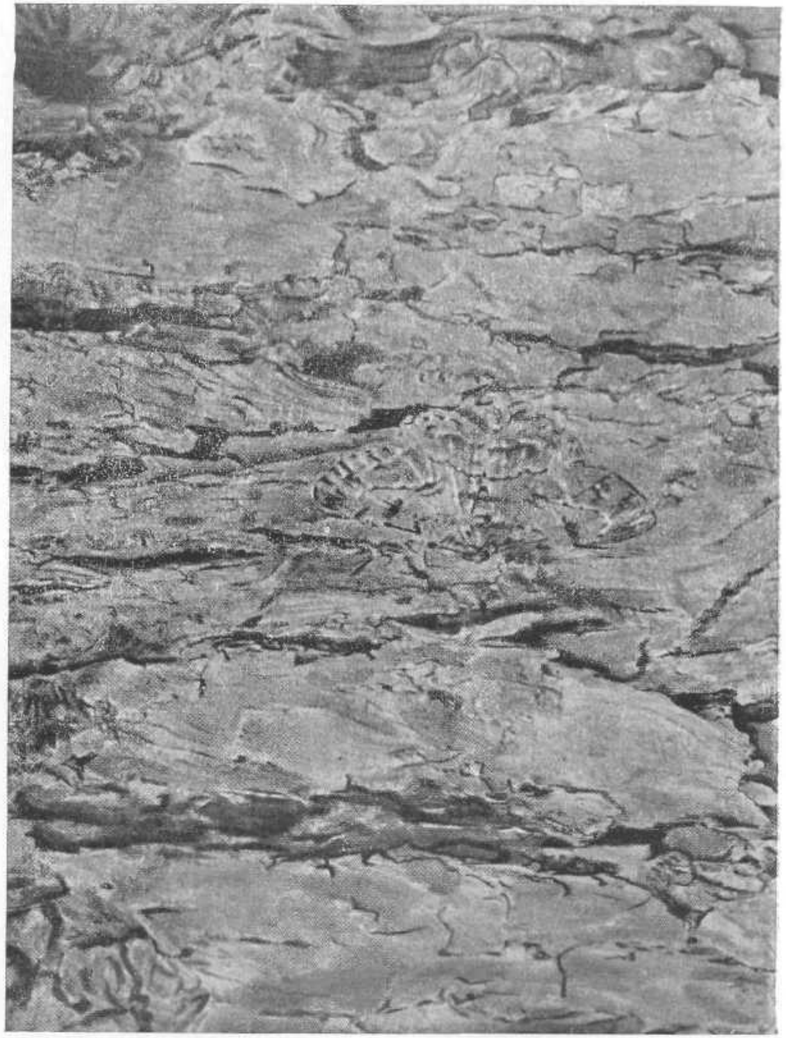
Бражник *Xanthopan morgani*, отдыхающий днем на коре дерева.

1

2

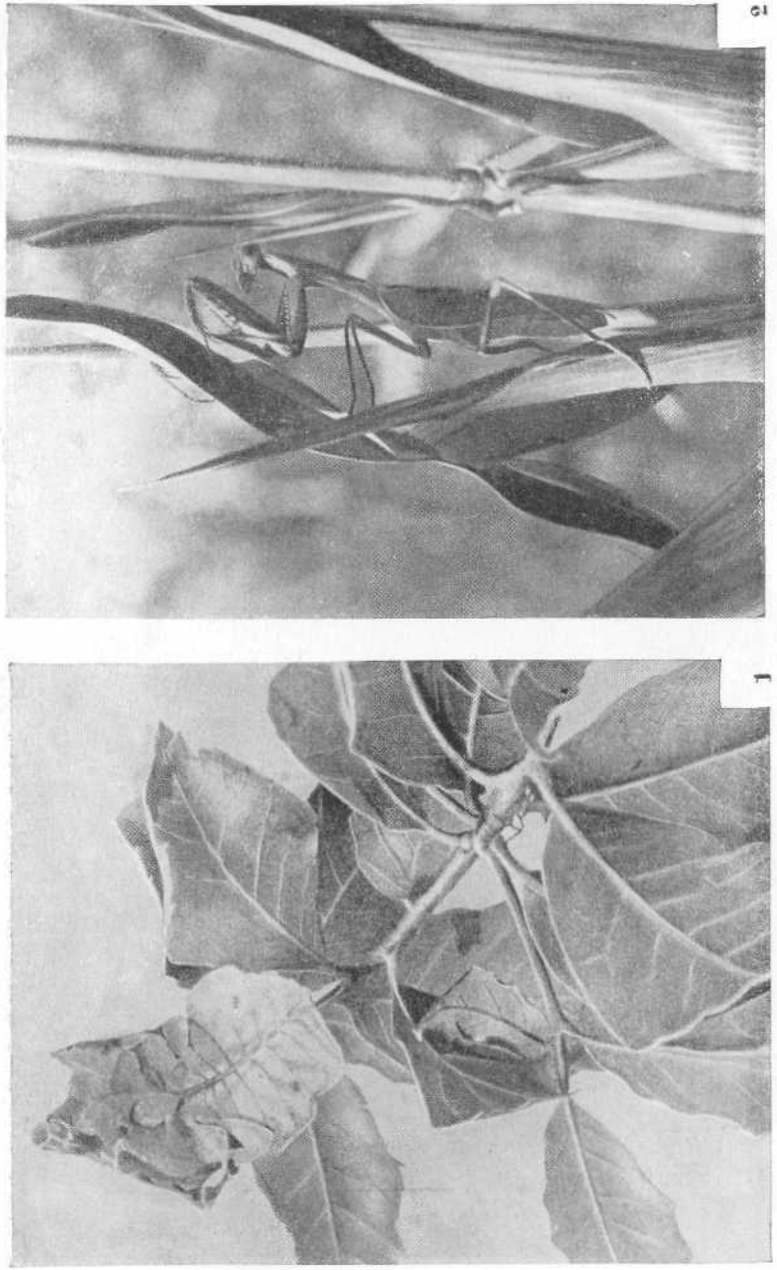
1 — репейница *Pyrameis cardui* — прерванный краевой рисунок крыльев маскирует их контуры; *2* — сатир *Satyrus semele* — расчленяющий рисунок создает криптическую внешность.

Фото 23.



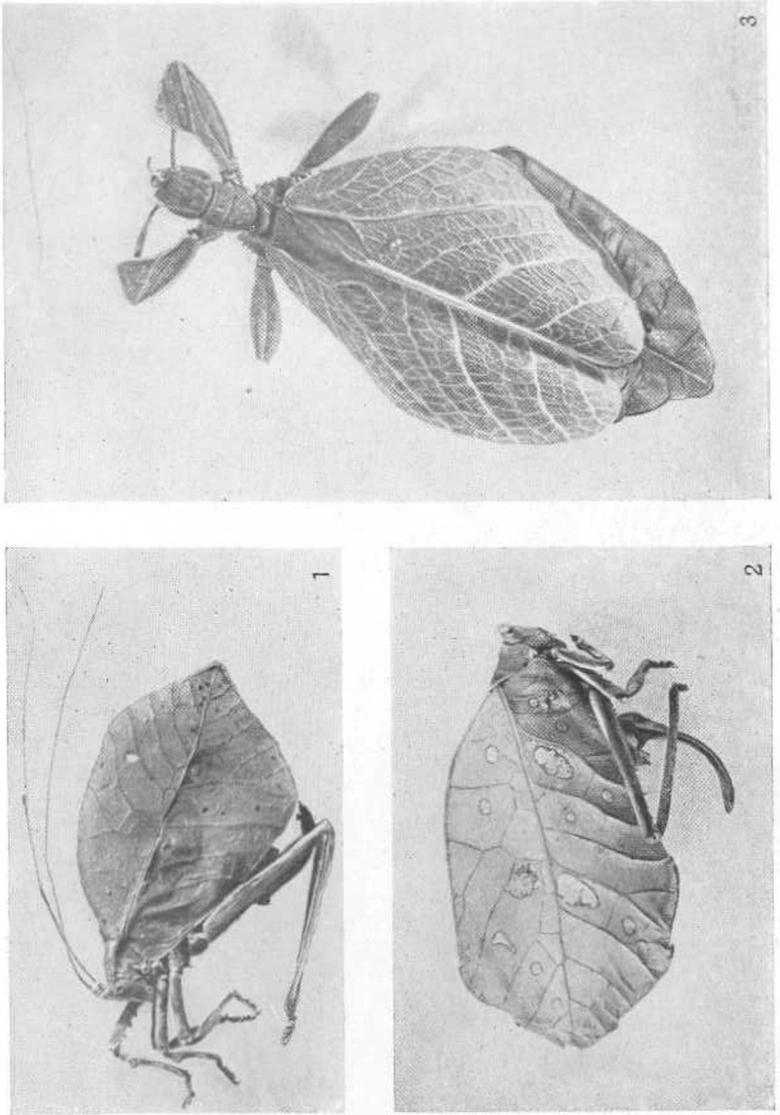
Пяденица *Boarmia gemmaria* в естественных условиях.

Фото 4.

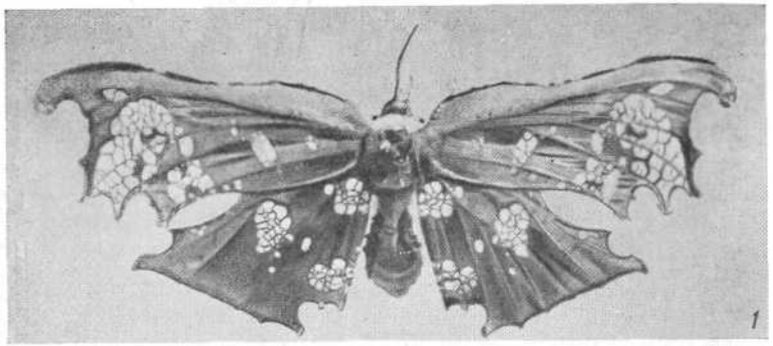


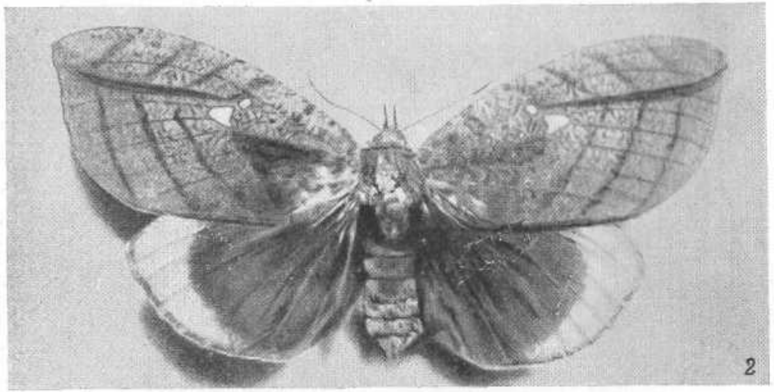
1 — листотелка *Phyllium crurifolium*; 2 — богомол *Sphodromantis viridis*.

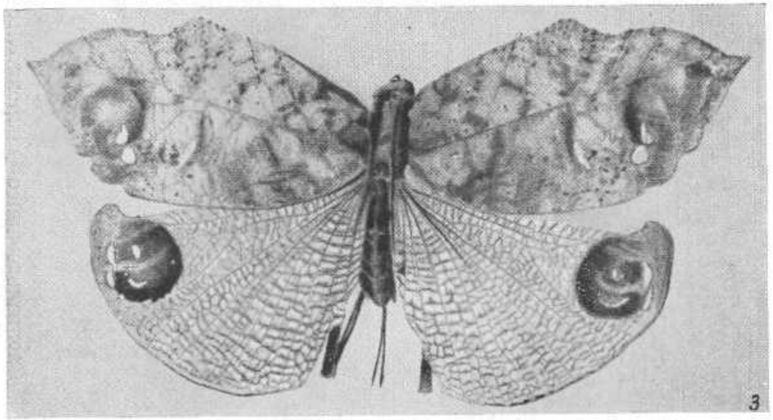
1 — ка серебристая *Phalera bucephala*; *2* — ба *fo ciliaris*.



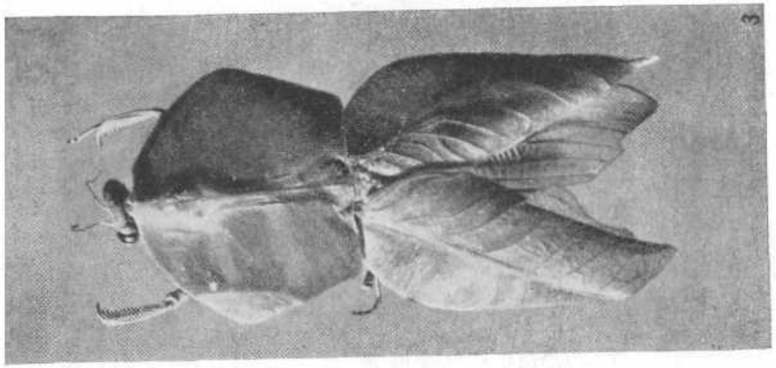
Специализованное покровительственное сходство с листьями у прямокрылых: *1*—^кузнечик *Cycloptera* sp.; *2* — кузнечик *Cycloptera elegans*; *3* — листотелка *Chitoniscus jeedjeanus*.

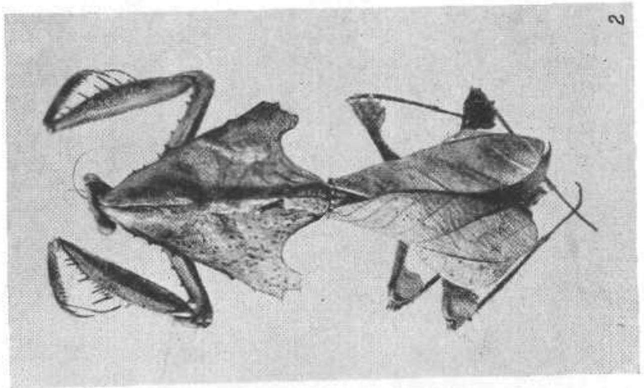


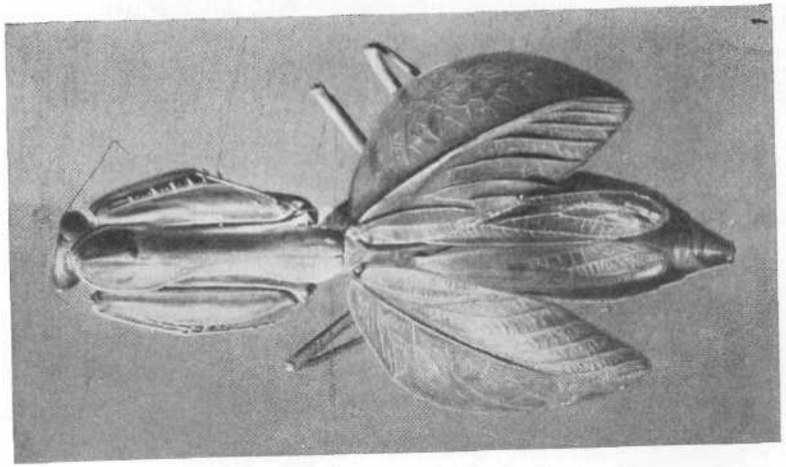




Специализованное покровительственное сходство с листьями у насекомых: *1* — *Draconia rusina*; *2* — *Minioides ornata*; *3* — кузнечик *Tanusia corrupta*.

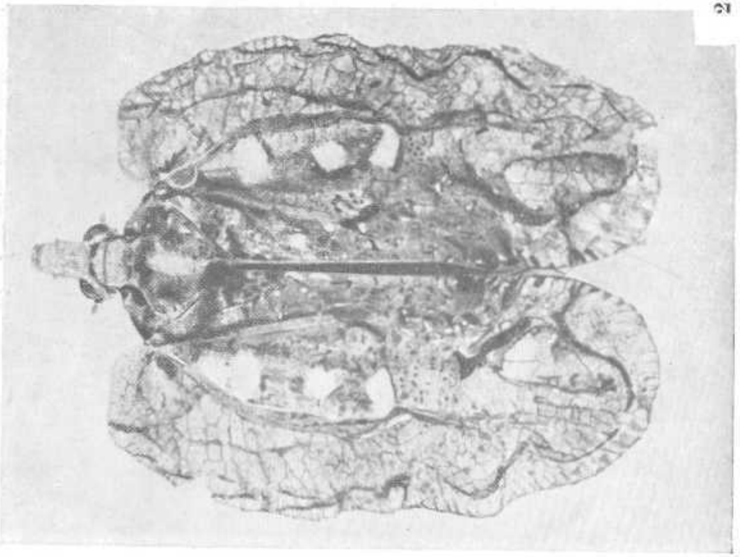




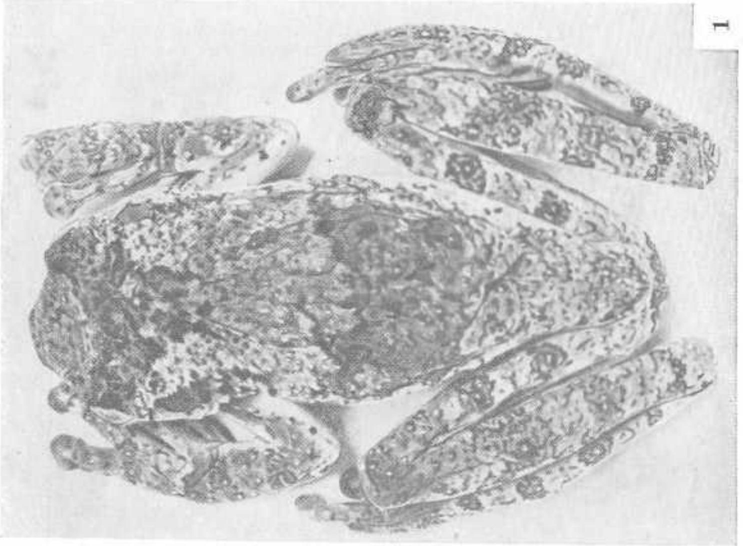


Специализованное покровительственное сходство с листьями у богомолов: *1* — *Stagmatoptera* sp.; *2* — *Deroplatys* sp.; *3* — *Choeradodis rhomboidea*.

Фото 29.



2

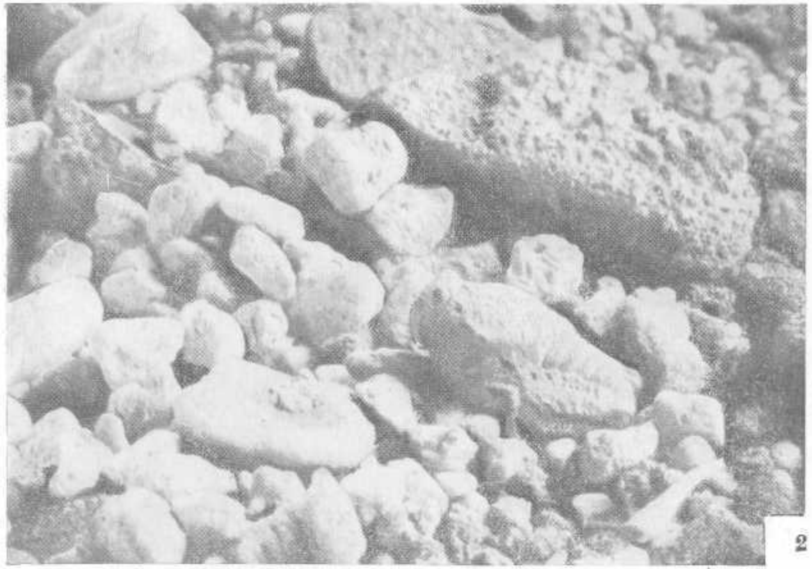


1

Специализованное покровительственное сходство с корой: *1* — квакша *Hyla langsdorfii*; *2* — цикада *Flatoides dealbatus*.

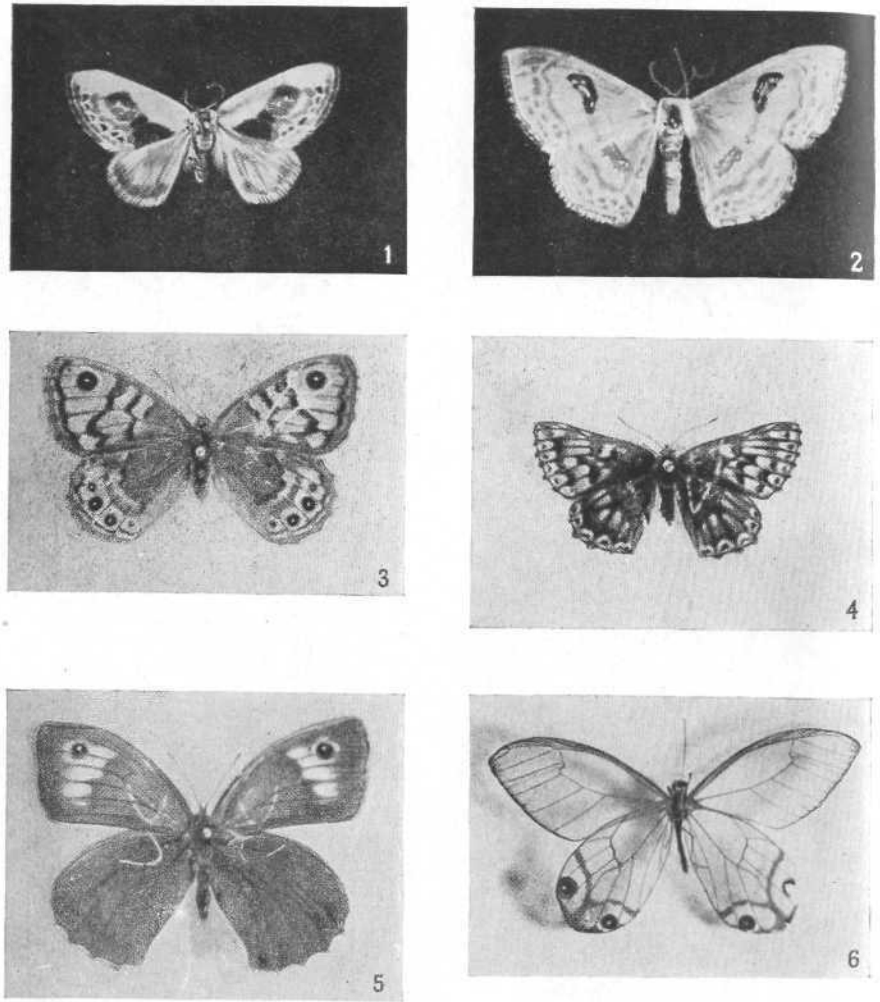
Фото 30.

1

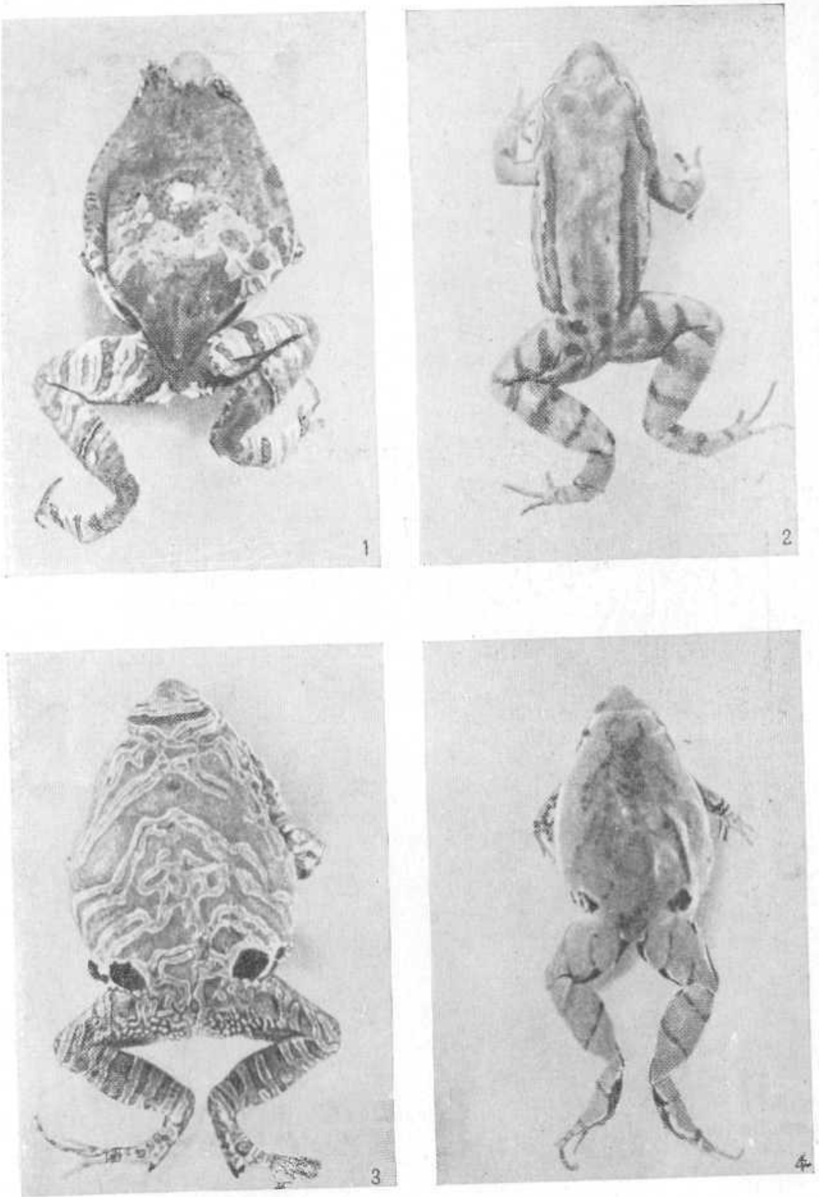


2

Специализованное покровительственное сходство у прямокрылых: *1* — носатая кобылка *Acrida turrita* в траве; *2* — *Eremocharis insignis* среди камней.

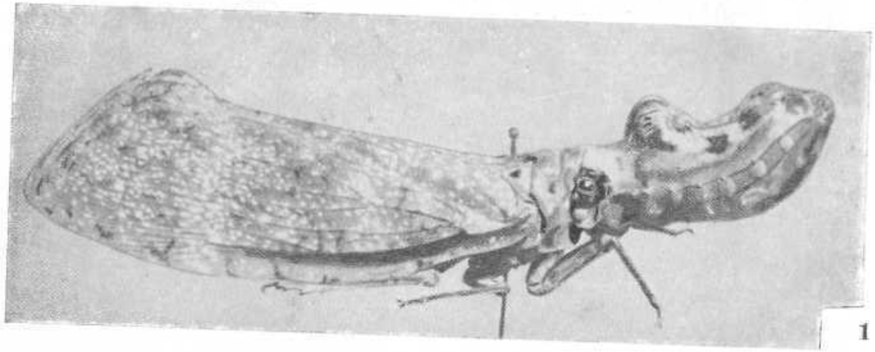


Бабочки: *1 — Cilix glaucata*; *2 — Problepsis aegretta*; *3 — Pararge megaera*; *4 — Nemeobius lucina*; *5 — Epinephele ianira*; *6 — Haetera diaphana.*

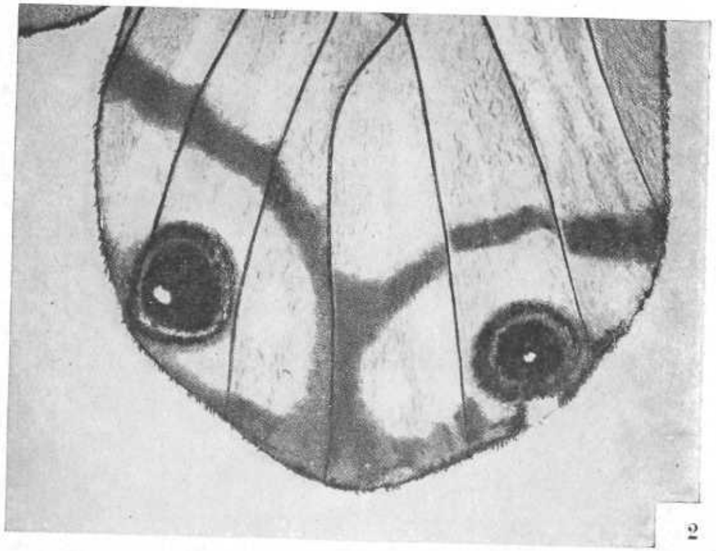


Примеры составных расчленяющих рисунков и глазчатых пятен у лягушек: *1 — Edalorhina perezi*; *2 — Leptodactylus mystacinus*; *3 — Eupemphix nattereri*; *4 — Gastrophryne elegans.*

Фото 33.



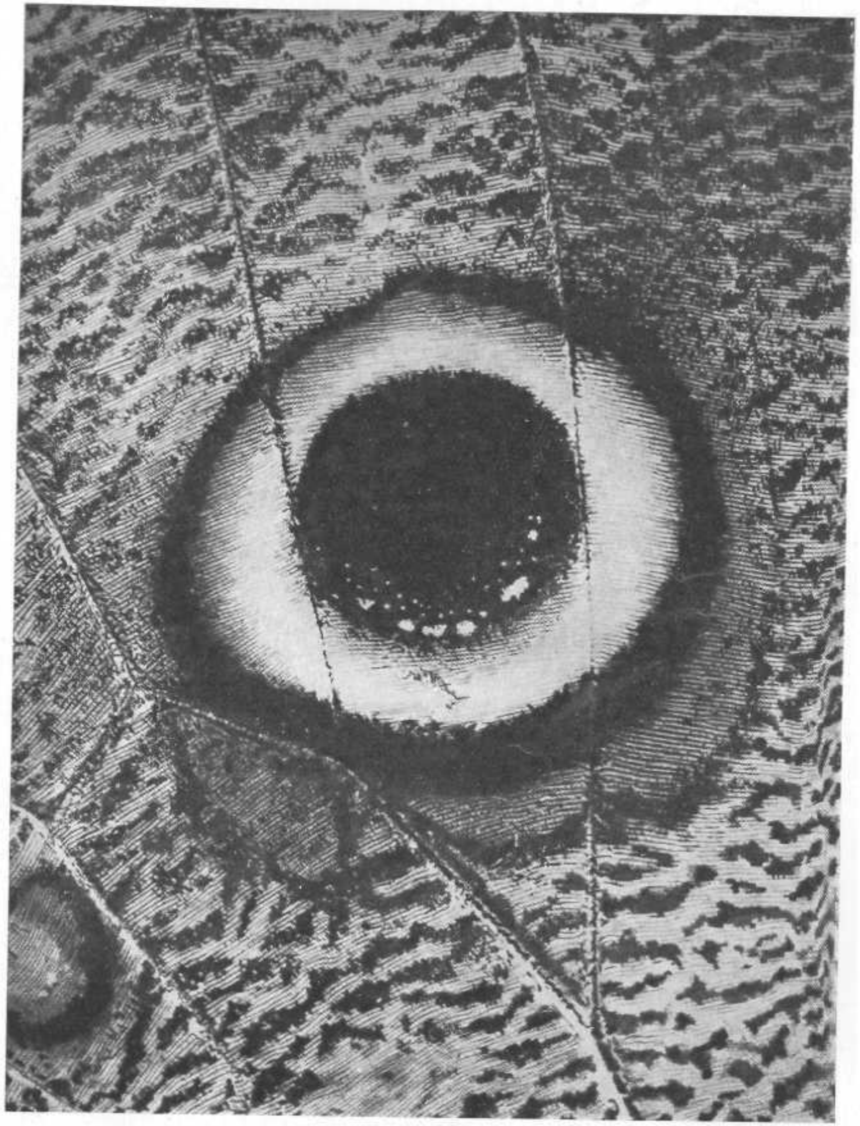
1



2

1 — полужесткокрылое *Laternaria servillei* (специализованное сходство с головой крокодила); *2* — бабочка *Haetera diaphana* (край заднего крыла; глазчатые пятна).

Фото 34.



Глазчатое пятно на заднем крыле бразильской бабочки *Calige eurylachus*.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию . . . . 5»

Часть I

ПОКРОВИТЕЛЬСТВЕННАЯ ОКРАСКА

Способы, которыми достигается маскировка **в природе**

Глава 1. Общая покровительственная окраска 9
Общее сходство с ландшафтом 9
Конвергенция при обычной покровительственной окраске . . . 11
Адаптивная радиация в явлениях покровительственного сходства окраски . . . . 16.
Защитная окраска **в** разных местообитаниях; локальные расы 19
Покровительственная окраска **в** различные сезоны; сезонный диморфизм 24
Покровительственная окраска, обусловленная подбором подходящего фона 25-

Глава 2. Покровительственная окраска, связанная с изменением цвета 28
Изменения окраски, связанные с жизненным циклом 28
Сезонные изменения окраски 31
Медленно регулируемая покровительственная окраска—морфологические изменения окраски 33
Быстро регулируемая покровитегьственная окраска — физиологические изменения окраски 36

Глава 3. Скрадывающая противотень 46
Цринцип маскировки противотенью 46
Противотень, образуемая сливающимся рисунком 49
Функция скрадывающего затенения у животных 52
Взаимоотношения между противотенью и биологией 54

Глава 4. Расчленяющая окраска 60
Значение расчленяющей окраски . . . . 60"
Расчленяющие расцветки и частичное слияние **с** фоном 62
Тона расчленяющей расцветки **и** принцип наибольшего расчленяющего контраста 64

Соотношение между соседними элементами рисунка 68
Искусственное затенение и рельефный рисунок 76

Глава 5. Составная расчленяющая окраска 83
Маскировка конечностей 83
Маскировка глаза 98
Составная расчленяющая окраска и теория покровительственной окраски 109
Маскировка очертаний 111
Рисунок фона; взаимоотношения между рисунком, позой и средой 116

Глава 6. Маскировка тени 122
Маскировка тени у животных при сжатой с боков форме тела 123
Маскировка тени у животных уплощенной формы 125
Имитация тени, создаваемая расчленяющим рисунком 131

Роль покровительственной окраски в природе

Глава 7. Защитная функция покровительственной окраски (главным образом у птиц) 134
Покровительственная окраска в связи с другими средствами защиты 136
Маскировка в связи с ночным образом жизни 139
Покровительственная окраска в связи со способами гнездования 142
Общая связь между критической внешностью и критическим поведением 153

Глава 8. Незаметность при нападении 163
Роль внезапности при нападении 163
Уменьшение заметности при движении 164
Приспособление к бесшумному передвижению 167
Маскировка запаха: приближение с подветренной стороны . . 170

Глава 9. Возражения против теории покровительственной окраски и доказательства в ее пользу 171
I. Покровительственное сходство — результат скорее случайности, чем приспособительного изменения 171
II. Покровительственная окраска вызвана физическими или химическими причинами 174
III. Животные, у которых нет покровительственной окраски, повидимому, чувствуют себя в природе так же хорошо, как те, которые ее имеют 179
IV. Животные живут не только на том фоне, с которым они сходны 180
V. Покровительственные окраски, степень развития которых кажется чрезмерной 181

VI. Птиц и других зорких хищников не обманывают даже самые совершенные критические системы 185
VII. Незаметность больше зависит от неподвижности, чем от окраски 188
VIII. Покровительственная окраска не может быть приспособительной, ибо многие животные не обладают цветным зрением 190
IX. Покровительственная окраска не может защитить от животных, охотящихся с помощью обоняния, а также от ночных хищников 193
X. «Защищенные» животные все же подвергаются нападениям хищников 195
XI. Теории приспособительной окраски исходят из антропоморфических представлений 198

Глава 10. Действенность покровительственной окраски 202
Данные опытов над животными в неволе 202
Данные опытов с хищниками в условиях, близких к природным 207
Прямые данные наблюдений над поведением хищников в природе 215

Часть II
ДЕМОНСТРАЦИЯ

Способы, которыми достигается заметность

Глава 11. Внешний облик и поведение апосематических животных 221
Разнообразие привлекающих внимание признаков в зависимости от их назначения 222
Окраска апосематических животных 224
Окраска в связи со средой и инстинктами 226
Поведение апосематических животных 229
Медлительность апосематических животных 230
Стадные инстинкты апосематических животных 231
Суточная и сезонная активность апосематических животных . . 234

Глава 12. Предостерегающие демонстрации 238
Демонстрация путем увеличения размера 239
Мнимое увеличение объема 241
Внезапное выставление яркой окраски 245
Предостерегающие движения 258
Предостерегающие звуки 259
Предостерегающие запахи 263

Глава 13. Симбиотическая предостерегающая окраска (аллосематическая) 270
Симбиоз ракообразных и апосематических животных 270
Постоянный симбиоз крабов-пауков с кишечнополостными 272

Постоянный симбиоз рифовых рыб с кишечнополостными . . 273
Гнездовой симбиоз между птицами и жалящими перепончатокрылыми . . . 274

Предостерегающая окраска добычи

Глава 14. Природа и функция предостерегающей окраски на примерах млекопитающих . . . 277
Защитные приспособления дикобразов . . . 277
Защитные приспособления куньих . . . 279
Инстинкты и характерные признаки апосематическпх млекопитающих . . . 281
Защитные приспособления ежей и землероек . . . 283
Глава 15. Защитные свойства апосематических животных вообще . 287
Яды . . . 290
Секреты . . . 292
Противный вк}с . . . 294
Защитный покров . . . 297
Живучесть . . . 298
Глава 16. Связь между предостерегающими окрасками и другими защитными свойствами . . . 300
Методы исследования . . . 300
Предостерегающая окраска амфибий . . . 303
Предостерегающие окраски в других группах животных . . . 309
Глава 17. Эффективность защитных свойств, связанных с предостерегающей окраской . . . 312
Данные опытов над животными в неволе . . . 312
Данные опытов над дикими животными . . . 315
Данные изучения содержимого желудков . . . 315

Восприятие предостерегающей окраски хищниками

Глава 18. Экспериментальные доказательства обучения позвоночных хищников на опыте . . . 317
Апосематическую жертву избегают не инстинктивно, а в результате опыта . . . 317
Доказательство обучения на опыте у млекопитающих 318
Вырабатывание навыков избегания у птиц . . . 319
Вырабатывание навыков избегания у ящериц . . . 320
Вырабатывание навыков избегания у бесхвостых амфибий . . 321
Вырабатывание навыков избегания у жабы . . . 323*
Глава 19. Доказательства избирательности поедания хищными позвоночными в природе . . . 332
Избирательное поедание у млекопитающих . . . 332
Избирательное поедание у птиц . . . 334
Избирательное поедание у ящериц . . . 337

Избирательное поедание у змей . . . 338
Избирательное поедание у бесхвостых амфибий . . . 340
Избирательное поедание у рыб . . . 348
Эффективность демонстраций как средства предотвращения нападения . . . 349

Часть III

ПОДРАЖАНИЕ

Специализованное сходство

Глава 20. Специализованное сходство с определенными предметами . . . 355
Сходство с листом у позвоночных . . . 355
Различные способы, которыми создается впечатление плоского тела . . . 361
Спецпалжзованное сходство с корой . . . 368
Специализованное сходство с лишайником . . . 370
Специализованное сходство с лианами . . . 375
Специализованное сходство с экскрементами . . . 377
Различные способы достижения специализованной критической внешности . . . 380
Несходство покровительственных нарядов в пределах отдельных групп животных . . . 383
Специализованное сходство в море . . . 385
Глава 21. Приспособительное поведение и его отношение к специализованному покровительственному сходству . . . 392
Специализованное сходство, создаваемое стадным образом жизни . . . 392
Специализованное сходство, усиливаемое приспособительными движениями . . . 394
Специализованное сходство и суточный цикл активности . . 397
Специализованное сходство и место отдыха . . . 398
Специализованное сходство и поза покоя . . . 404
Специализованное сходство со специально устроенным фоном 404
Глава 22. Искусственная маскировка . . . 408
Переход от искусственной маскировки к симбиотической предостерегающей окраске . . . 410
Переход от искусственной маскировки к заимствованным убежищам . . . 411
Переход от искусственной маскировки к инстинктам закапывания . . . 414

Бросающиеся в глаза локализованные признаки

Глава 23. Отвлекающие признаки . . . 416
Признаки, отвлекающие внимание хищника от более важных частей тела на менее важные . . . 417

Признаки, отвлекающие внимание хищника от более уязвимых на менее уязвимых представителей вида 420
Признаки, дезориентирующие хищника, создавая ложное представление о позе жертвы 422
Признаки, дезориентирующие хищника, создавая ложное представление о местонахождении жертвы 424

Глава 24. Направляющие признаки 434

Признаки, отвлекающие внимание жертвы от самой опасной части тела хищника 434
Признаки, привлекающие внимание жертвы к самой опасной части тела хищника 435
Признаки, привлекающие внимание хищника к самой опасной части тела жертвы 438
Признаки, привлекающие внимание хищника к мнимо опасным свойствам жертвы 440

Приманивание и миметическое сходство

Глава 25. Приманивающая окраска 444
Использование посторонней приманки 444
Специализованная приманивающая окраска 445

Глава 26. Мимикрия. Свойства имитатора 449
Соотношение между криптическим и миметическим сходством . 449
Соотношение между бэтсовской и мюллеровской мимикрией . . 451
Географические взаимоотношения менаду моделью и имитатором 452
Топографические взаимоотношения между моделью и имитатором 453
Имитаторы сильно отличаются по внешности от своих сородичей 454
Имитаторы сильно отличаются по поведению от своих сородичей 454
Миметическое сходство не зависит от родства 457
Миметическое сходство не зависит от анатомического строения 457
Внешнее сходство может создаваться самыми разнообразными способами 459
Миметическое сходство распространяется лишь на внешние признаки 460
Изменение контура у имитаторов перепончатокрылых 461
Миметическое видоизменение усиков 465
Эффективность мимикрии 467

Глава 27. Гнездовой паразитизм и мимикрия у кукушек 470
Обыкновенная кукушка и ее взаимоотношения с хозяином . . 470
Факторы, от которых зависит мимикрия яиц 471
Степень достигаемого сходства 473
Соотношение между мимикрией кукушек и мимикрией насекомых 476

Заключение

Приспособительная окраска и оптические закономерности . . . 480
Приспособительная окраска и зрительное восприятие 482
Рисунок и анатомическое строение 483
Рисунок и систематическая близость 484
Окраска и приспособление 485
Приспособительная окраска и образ жизни 487
Приспособительная окраска и специализованное поведение . . 488
Приспособительная окраска и защитные свойства 488
Приспособительная окраска и ее значение для выживания . . 489
Литература 492
Указатель латинских названий организмов 521
Фотографии 535